

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



**Bc. Tomáš Peterka**

Charakteristika interindividuálního vztahu (přítel vs. konkurent) jelena evropského a její vliv na agonistické chování a endokrinní zpětnou vazbu

Characteristics of inter-individual relationship (friend vs. rival) in red deer and its effect on agonistic behavior and endocrinological feedback

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc.

Praha 2015

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14. 8. 2015

Podpis:

Poděkování:

Rád bych zde poděkoval svému školiteli prof. Ing. Luděkovi Bartošovi, DrSc. za zajímavé téma, vedení práce a pomoc při jejím zpracování. Dále zaměstnancům oddělení etologie VÚŽV v Praze – Uhřetěvsi, kteří mi byli během experimentu nápomocni při získávání telemetrických dat a pravidelných manipulacích s jeleny.

Děkuji Báře Lepkové za neustálou podporu a také své rodině a přátelům za pochopení a podporu během celého dosavadního studia.

## Abstrakt

Samci jelena evropského se během roku sdružují do mládeneckých skupin. Sociální postavení jedince – rank – je v takové skupině značně nestabilní. Předchozí experimenty prokázaly, že sociální postavení modulované agonistickým chováním ovlivňuje parožní růst jelena a klíčové události parožního cyklu. Paroží je sekundárním pohlavním znakem čeledi jelenovitých a jednou z nejrychleji rostoucích tkání u obratlovců. Jeho vývoj je řízen samčím pohlavním hormonem, testosteronem. V našem experimentu jsme pozorovali agonistické chování skupiny 19 jelenů. Samci byli vybaveni GPS obojky a v pravidelných intervalech manipulování pro odběr krevních vzorků a telemetrických dat. Po statistické analýze získaných dat se ukázalo, že v rámci mládenecké skupiny udržuje 13 jelenů průměrnou vzdálenost mezi sebou do 22 metrů („Nejbližší společníci“), zatímco ostatní jeleni jsou od sebe vzdáleni často na mnoho desítek metrů („Mimoskupinová“). Na základě počtu agonistických interakcí se dále mládenecká skupina dělí dle vzájemného vztahu na „Přátele“ ( $<9$ ) a „Konkurenty“ ( $\geq 9$ ). Zjistili jsme, že počet interakcí byl závislý na průměrné vzdálenosti mezi samci rozdělenými dle párového vztahu („Přátelé“ a „Konkurenti“). „Konkurenti“ se zvětšující se vzdáleností zvyšovali počet interakcí, zatímco u „Přátel“ se nic podobného nepotvrdilo. Průměrná vzdálenost mezi jedinci byla pozitivně korelována s věkem.

Zdá se tedy, že mládenecká skupina jelenů se skládá z podskupin, vzájemně se odlišujících průměrnou vzdáleností, kterou zúčastnění jeleni mezi sebou navzájem udržují. Dále je patrné dělení dle vzájemného dyadického vztahu na „Přátele“ a „Konkurenty“. Obě kategorie udržují v rámci „Nejbližších společníků“ obdobnou vzájemnou vzdálenost, nicméně „Konkurenti“ se snaží vyhýbat. Když už se ale setkají, častěji se napadají.

Na základě těchto zjištění nás zajímalo, jakým způsobem se dělení mládenecké skupiny odrazí na hormonálních hladinách zvířat. Obě kategorie uskupení („Mimoskupinová“ i „Nejbližší společníci“) se vzájemně lišily v koncentracích jak testosteronu (T), tak také kortizolu (K). Se zvyšujícím zastoupením „Přátel“ se snižovala koncentrace K u obou kategorií uskupení, nicméně pro T nebyl trend tak jednoznačně patrný. Koncentrace K se zvyšovaly se zvyšujícím se počtem interakcí, obdobně jako byly hodnoty T závislé na hmotnosti jelenů.

**Klíčová slova:** jelen evropský, agonistické chování, dělení mládenecké skupiny, interindividuální vzdálenosti, testosteron, kortizol

## Abstract

Red deer males aggregate for a major part of a year to bachelor groups. Social position – Rank – is unstable in these groups. Previous experiments revealed that rank modulated by agonistic behaviour influences antler growth and antler cycle timing. Antlers are secondary sexual characteristics of the deer family and one of the fastest growing tissue in the vertebrate taxa. Their development is modulated by androgenic hormone, testosterone. In our experiment, we observed agonistic behaviour of 19 males. They were equipped with GPS collars and regularly handled for blood samples and downloading of telemetry data. Based on statistical analysis, we found that in our bachelor group 13 stags kept similar interindividual distances which did not exceed 22 metres (“Closest associates”), whereas the rest of the group moved tens of metres away (“Wanderers”). In regard to the number of agonistic interactions and the interindividual relationship, which arose from that, we divided the bachelor group on “Friends” (<9 interactions) and “Rivals” ( $\geq 9$ ). We found that the number of interactions depended on average distance among males in groups divided by dyadic relationship (“Friends” and “Rivals”). With increasing distance, “Rivals” increased the number of interactions, while “Friends” did not show this trend. Average distance between stags was positively correlated with age.

Our results suggest that bachelor group of stags is composed of subgroups which differ in average distance kept by stags among themselves. There also seems to be a clear division based on interindividual relationship on “Friends” and “Rivals”. Within the “Closest associates”, both categories kept similar interindividual distance, nevertheless, “Rivals” tended to avoid each other. However, when “Rivals” got closer they usually attacked each other.

Based on these findings, we wanted to know how the division of bachelor group can be reflected in hormonal levels of studied animals. Both categories of grouping (“Wanderers” and “Closest associates”) mutually differed in testosterone concentrations (T) but also in concentrations of cortisol (C). With increasing proportion of “Friends” the concentrations of C declined in both categories of grouping. However, it was not so clearly apparent for T. Concentrations of C increased with increasing number of interactions, similarly to the values of T which were dependent on stag’s weight.

**Key words:** red deer, agonistic behaviour, division of the bachelor group, interindividual distances, testosterone, cortisol

## Obsah

1.	Úvod .....	8
1.1	Obsah	
1.1	Obecný úvod k druhu.....	9
1.2	Sociální postavení jedince ve skupině – Rank .....	13
1.3	Agonistické chování .....	16
1.4	Hormony .....	18
1.4.1	Hormonální regulace.....	19
1.4.1.1	Testosteron.....	19
1.4.1.2	Kortizol .....	21
1.4.1.3	Inzulinu podobný růstový faktor 1 (IGF-1) .....	22
1.5	Telemetrické obojky .....	23
1.6	Závěr literárního přehledu .....	24
2.	Cíle práce.....	25
3.	Metodika.....	26
3.1	Popis chovu.....	26
3.2	Sběr dat .....	26
3.2.1	Pozorování .....	26
3.2.2	Manipulace se zvířaty, odběr pozičních dat a krevních vzorků.....	28
3.3	Statistické zpracování .....	28
3.3.1	Testování vzájemného vztahu.....	28
3.3.2	Agonistické interakce a interindividuální vzdálenosti.....	30
3.3.3	Koncentrace testosteronu a kortizolu.....	30
3.4	Ilustrační schéma dělení studované mládenecké skupiny.....	30
4.	Výsledky.....	32
4.1	Interindividuální vzdálenosti mezi jeleny podle GPS.....	32
4.2	Agonistické interakce .....	32
4.3	Charakter vzájemného vztahu.....	36

4.3.1 Klastrová analýza interindividuálních vzdáleností a agonistických interakcí .....	36
4.3.2 GLMM interindividuálních vzdáleností a agonistických interakcí .....	40
4.4 Testování hormonálních koncentrací .....	44
4.4.1 GLMM koncentrací testosteronu a kortizolu .....	44
5. Diskuse .....	54
6. Závěr .....	58
7. Použitá literatura .....	59

## 1. Úvod

Zájmem etologie či behaviorální ekologie jsou často různé agregace živočichů (např. Okubo 1986). Ať už se jedná o roje drobných bezobratlých (Theraulaz & Bonabeau 2002), hejna ryb (Niwa 1996), ptáků (Hemelrijk & Hildenbrandt 2012) či stáda velkých savců (Gerard et al. 2002). Nicméně velká část studií zabývajících se touto tematikou nachází omezení právě na podrobnější dynamice skupiny zvířat. Tato práce si klade za cíl ověřit předpoklad o detailnějším uspořádání mládenecké skupiny u jelena evropského (*Cervus elaphus*).

Samci formují během převážné části roku mládenecké skupiny, ve kterých je značně nestabilní sociální postavení. To je zpravidla modulované agonistickým chováním. Mnohé studie dokládají vztah mezi sociálním postavením a charakteristikami paroží (Bartoš & Hyánek 1982a,b). Dominantní jedinci dosahují větší velikosti paroží a klíčové události parožního cyklu u nich nastávají dříve (Bartoš 1980; Bartoš 1985). Hlavní roli v regulaci parožního růstu má samčí pohlavní hormon, testosteron (Bartoš 1980). Paroží jako sekundární pohlavní znak podléhá pohlavnímu výběru a je zároveň hojně studováno kvůli výjimečné schopnosti regenerovat (Price & Allen 2004; Price et al. 2005; Kierdorf et al. 2009; Cegielski et al. 2009).

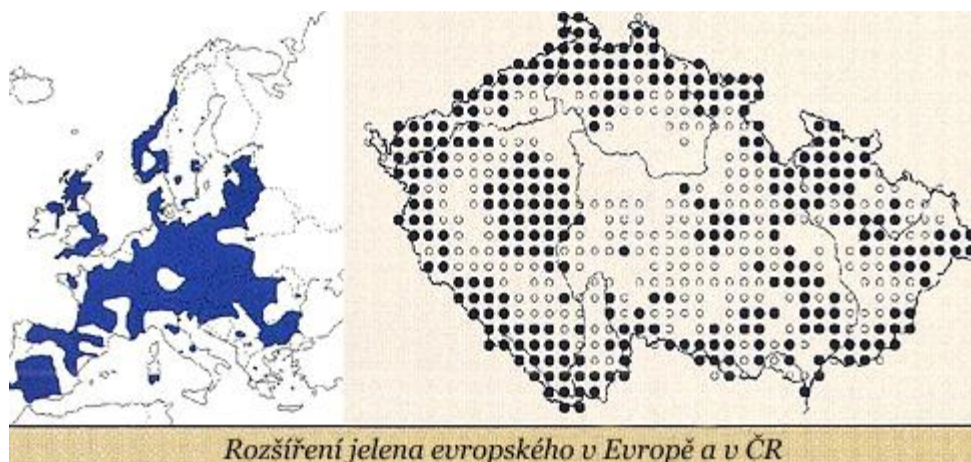
Pro behaviorální ekology zabývajících se čeledí jelenovitých je proto kladenou a detailněji doposud nezodpovězenou otázkou, co může jelen udělat pro zvýšení parožního růstu a přeneseně tedy pro zvýšení své biologické zdatnosti.

Na základě předchozích experimentů víme, že i v celku malá změna v sociálním uspořádání skupiny může ovlivnit hladiny klíčových hormonů (Bartoš et al. 2010). Proto se na následujících stranách zabýváme podrobnějším dělením skupiny mláďenců a dopadem takovéto distribuce na hormonální hladiny zúčastněných jelenů.



## 1.1 Obecný úvod k druhu

Jelen evropský (*Cervus elaphus*) Linnaeus, 1758 je početným a široce rozšířeným kopytníkem primárně eurasijské temperátní oblasti. Na severu dosahuje rozšířením přibližně 60° s. s., nejjihnější oblastí výskytu jsou populace v Alžírsku, Tunisu a populace v pohoří Zagros v Íránu. Byl introdukován do několika oblastí: na Nový Zéland, do Austrálie, Argentiny a Chile (iucnredlist.org, 2014).



Obr. 1. mapa rozšíření převzata a upravena dle Červeného (2010)

Biotopem mu vyhovují jak listnaté a jehličnaté porosty, tak otevřené plochy, louky a pastviny (Koubek & Zima 1999, in Mitchell-Jones et al. 1999). To odráží i potravní preference jelena. V lesních celcích více okusuje stromy a keře, kdežto v otevřených plochách spásá traviny. Bývá tak označován jako potravní oportunist, tedy přechod mezi okusovačem a spásáčem (Hofmann 1989). Variabilitu v potravních preferencích jelena uvádějí i některé recentní domácí studie (Krojerová-Prokešová et al. 2010).

Hmotnost jelenů se pohybuje v rozmezí od 80 do 350 kg s délkou 1,6 až 2,7 m a výškou v kohoutku do 1,5 m. Laně jsou z pravidla lehčí a nižší. Zbarvení jedinců se pohybuje od letní červenohnědé až po hnědošedou zimní srst. Paroží samců má dvě hlavní lodyhy s výsadami a dosahuje obvykle hmotnosti do 13 kilogramů (Anděra & Horáček 2005). Nicméně v některých populacích mohou být významné rozdíly ve hmotnosti a velikosti jelena i paroží. Základem paroží hmoty je kostní tkáň, která je během růstu pokryta jemnou kůží, tzv. lýčím. Po skončení růstu paroží kůže pokrývající paroh odumírá a jeleni se jí zbavují

otloukáním a odíráním o vegetaci (vytloukají). Vzápětí po shození paroží tkáň regeneruje ze stálých pučnic, výčnělku kosti čelní (Li & Suttie 2001). Proces opětovného růstu je podmíněný aktivací kmenových buněk z perioste pučnice (Kierdorf et al. 2009). Vývoj paroží tkáň není závislý jen na stáří jelena, jak je často v obecném povědomí. Faktorů zodpovědných za velikost paroží je mnoho. Výraznou roli hraje samozřejmě výživa (Gaspar-López et al. 2010), ale též například sociální postavení (Bartoš et al. 1987; Bartoš 1990).

Paroží, které je autapomorfii čeledi (Gilbert et al. 2006), je nejrychleji rostoucí kostní tkání u obratlovců (Gomez et al. 2013). Price & Allen (2004) dokonce paroží označují za nejrychleji rostoucí orgán v celé živočišné říši. U jelena evropského může denní přírůstek dosáhnout až 0,67 cm, jak odhadl Gomez et al. (2013) na základě práce Gaspara-Lópeze et al. (2010). U ostatních druhů cervidů se rychlosti růstu liší (viz Bubenik et al. 2000; Gomez et al. 2013).

Z taxonomického hlediska není snadné vymezit druhy a subspecie v tomto komplexu. Obecně se autoři shodují na existenci několika geograficky odlišených větví. Ludt et al. (2004) uvádí pro druh *C. elaphus sensu lato* asijsko-americkou větev se třemi subspeciemi, euroasijskou se čtyřmi a větev centrální Asie s jedním až dvěma poddruhy. Dělení na čtyři skupiny navrhuje Pitra et al. (2004). Autoři uvádí v první skupině šest subspecií (4 z Evropy, 1 ze severní Afriky a též z oblasti Kavkazu, Turecka a severního Iránu). Druhá skupina, která dle Pitra et al. (2004) s první uvedenou formují monofylum, zahrnuje dvě subspecie středního východu. Třetí skupina zahrnuje dvě subspecie ze Sibiře a jednu severoamerickou, a je označována jako wapiti. Čtvrtá linie obsahuje subspecie z Tibetu a Číny. Na rozdíl od dvou prvních skupin, dvě poslední formují s jelenem sika (*C. nippon*) klád o dobré podpoře s jelenem sika (*C. nippon*). Na druhou stranu IUCN (iucnredlist.org, 2014) uvádí jelena evropského pod druhem jediným.

Živočich podobný recentním cervidům se oddělil od zvířat podobných spíše žirafovitým asi před třiceti miliony let. Nejpůvodnější druhy byli spíše menší nebo střední velikosti a samci byli vybaveni dlouhými horními špičáky podobně jako recentní srnčík (*Hydropotes inermis*). První opravdový cervid se v Eurasii objevil zhruba před dvaceti miliony lety a připomínal spíše dnešní kabary (Clutton-Brock & Albon 1989). To je v rozporu s novějším názorem Gilberta et al. (2006). Ti tvrdí, že předek jelenovitých žil v otevřených habitatech a samci nosili paroží se třemi výsadami a postrádaly zvětšené horní špičáky,

kterými jsou naopak kabaři vybaveni. Před patnácti miliony lety došlo k výraznému rozšíření druhů s anuální výměnou parohů v Eurasii, kdy biotop bažinatých křovin vystřídaly sušší lesní oblasti (Clutton-Brock & Albon 1989).

Během roku se jeleni většinou sdružují do pohlavně oddělených skupin. Laně udržují zpravidla příbuzenské skupiny spolu s kolouchy. Takové skupiny se dále mohou seskupovat do větších stád, která jsou ale velice nestabilní (Clutton-Brock & Albon 1989). Samice v rodinných skupinách zpravidla zůstávají, kdežto mladí samci jsou nejdéle do tří let ze skupiny vyháněni. Mladí jeleni proto formují takzvané mládenecké skupiny (*bachelor groups*), které udržují celoročně kromě období říje (Clutton-Brock et al. 1982). Starší jedinci jsou většinou samotáři. U harému laní se potkávají většinou neznámí samci, kteří často měří své síly.

Reprodukční systém jelenů evropských je převážně polygynie, obrana harému, ačkoliv bylo popsáno za výjimečných ekologických podmínek i teritoriální chování (Carranza et al. 1996). Skupina samic si vybírá říjiště podle potravní nabídky. Samec, který je držitelem harému, se s laněmi během estru páří a odhání soky. Takovou roli ale obvykle zastávají jeleni středního věku. Mladší a starší jedinci (do čtyř let a nad jedenáct let věku) musejí vsadit na alternativní reprodukční strategii a zpravidla se snaží spářit s laněmi oddělenými od harému, nebo se je i sami aktivně snaží oddělit (Clutton-Brock et al. 1982). V důsledku obrany harému, omezení příjmu potravy a celkové změny aktivity během období říje ztrácejí říjící samci přes 80% tělesného tuku, což je až 20% hmotnosti (Clutton-Brock & Albon 1989).

Během říje jeleni hojně troubí. Častá vokalizace je i součástí obrany harému, kdy se samci troubením snaží dát najevo svou přítomnost. Pokud se samec dočká odpovědi, jeleni se troubením nějaký čas navzájem měří a příchozí často odstoupí. Pokud se přiblíží, troubení se stupňuje a ne zřídka po chvíli přejde do paralelního pochodu. Ten je orientován často v pravém úhlu k oběma příchozím. Během něj může kterýkoliv ze soupeřů sklonit hlavu s parožím a otočit se k rivalovi, což bývá promptně následováno i druhým ze soupeřů. To má za následek sérii kroužení a přetlačování. Během dlouhých soubojů může docházet i k momentům kdy se oba jeleni na okamžik vzdálí, aby vzápětí opět sklonili hlavy k boji. Celé střetnutí končí zpravidla tehdy, když se jeden z páru otočí a rychle se snaží vzdálit. Nezřídka je několik desítek metrů pronásledován vítězem (Clutton-Brock et al. 1982).

Jelen evropský je významným lovným druhem a v poslední době se zvětšuje i počet jedinců farmově chovaných k produkci zvěřiny. Počty volně žijící zvěře, mnohde příkrmované během zimního období, se dostávají do střetu s lesnickými zájmy. Rizika, která ohrožují populace, nejsou primárně dobře rozpoznatelná. Například křížení s ostatními druhy (poddruhy) jako je například wapiti (*C. canadensis*), nebo sika (*C. nippon*) (Bartoš & Žirovnický 1981) způsobuje nenávratné poškození genofondu (iucnredlist.org, 2014).

## 1.2 Sociální postavení jedince ve skupině – Rank

Mladí jeleni, jak již bylo uvedeno výše, formují během období růstu paroží nestabilní mládenecké skupiny (Clutton-Brock et al. 1982). Sociální postavení jelena v takové skupině je ovlivňováno jeho chováním. To, které mu zpravidla umožní v hierarchii postoupit výše, tedy to, které v sobě zahrnuje všechny prvky aktivního i pasivního bojového chování mezi příslušníky jednoho druhu, se označuje jako agonistické. Časté zastoupení termínem agresivní je značně neúplné. Jako agresivní bývá označováno chování spojené s útokem. Agonistické chování je tedy pojmem přesahujícím označení agresivní chování. Hrozby a útoky probíhají během celého roku, ale některá období jsou na tyto události daleko bohatší. Mezi ně patří období shazování paroží a vytloukání, po ukončení růstu paroží, tedy v období před počátkem říje.

V osmdesátých letech minulého století vznikaly studie zabývající se sociálním postavením bílých jelenů evropských na našem území (viz Bartoš 1980; Bartoš & Hyánek 1982a; Bartoš & Hyánek 1982b; Bartoš 1986a; Bartoš 1986b).

Na žehušických bílých jelenech ukázal Bartoš (1980) spojitost mezi sociálním postavením jelena a datem shazování paroží. Jeleni s vyšším rankem shazovali paroží dříve a též paroží dříve vytloukali, než ti v hierarchii níže postavení. Závislost mezi sociálním postavením a datem byla ale výraznější u shazování než u vytloukání, ačkoliv by tomu teoreticky mělo být naopak. Jak se ukázalo, za méně zřetelný vztah ranku a vytloukání je zjevně zodpovědný rozpad mládenecké skupiny před obdobím vytloukání paroží a s tím spojená nestabilita sociálního prostředí (Bartoš 1985, Bartoš & Perner 1985). Obecně byla závislost shazování a vytloukání paroží korelována s měřením agresivity. Čím více agresivního chování mezi jeleny bylo, tím těsnější byl vztah mezi rankem, shazováním a vytloukáním (Bartoš 1986b). Mladí jeleni s dominantním postavením shazovali paroží dříve, než staří, což napovídá tomu, že sociální postavení zde má větší význam než věk jedince.

Vliv sociálního postavení na charakteristiky paroží studovali Bartoš a Hyánek (1982a, 1982b) a Bartoš et al. (1987). Z jejich práce vyplývá zřetelný vliv sociálního postavení a s ním spojeného agonistického chování na hmotnost, délku paroží a počet výsad. Vyšší sociální postavení jelena během období růstu paroží totiž stimuluje jeho růst (Bartoš et al. 1988). I když nemusí vždy existovat korelace mezi hmotností jedince a jeho rankem (Bartoš et al.

1988) ve většině případů tomu tak je (např. Clutton-Brock et al. 1979). Tělesná hmotnost zvířat může být totiž často ovlivněna právě sociálním postavením a chováním s ním spojeným.

Výsledné paroží je tedy odrazem ranku jelena během růstu paroží, a vzestup samce v hierarchii je následován zvětšením parožní hmoty (Bartoš & Losos 1997; Bartoš & Bubeník 2011). Bartoš & Hyánek (1982) uvádí, že takováto závislost, zjištěná u jelenů v Žehušicích, nemusí ale platit u jedinců v jiných podmínkách. Žehušičtí jeleni se totiž vyznačovali mimořádně stabilní hierarchií s jen ojedinělými změnami v průběhu období růstu paroží. Odlišné výsledky publikoval Suttie (1980 in Bartoš & Hyánek 1982b). V jeho práci byla patrná závislost sociálního postavení pouze na hmotnosti paroží. Bartoš et al. (1987) později v další studii potvrzují, že jeleni s vyšším postavením během doby, kdy bylo paroží v lýči, měli paroží těžší, větší a více větvené. Početnější a delší byly převážně vrcholové části paroží (koruna).

Experiment provedený na daňcích evropských (*Dama dama*) poukazuje na výraznou dynamiku růstu paroží a potvrzuje výsledky studií provedených na jelenech evropských. Autoři chtěli ověřit předpoklad, že změna v sociálním postavení samce bez prodlení vyústí v nadprůměrný růst právě té části paroží, která se vyvíjí, a naopak sestup v hierarchii bude následován podprůměrným růstem paroží. U daňků, kteří dosáhli lepšího sociálního postavení, se projevil zvýšený růst právě té části paroží, která se intenzivně vyvíjela (Bartoš & Losos 1997). Je nepravděpodobné, že by mechanismus zde byl opačný a právě excesivně se vyvíjející paroží by prokazatelně mohlo ovlivnit rank jedince (Bartoš et al. 1988).

Důležitým faktorem je též počet interagujících jedinců. Zvýšení počtu jelenů vyústí ve větší počet sociálních interakcí u jedinců na počátku a na konci ranku (Bartoš 1986b). Jedinci s vyšším rankem projevují agonistické chování častěji, zatímco ti ve středu naopak méně často. Výsledně tedy vyšší početnost skupiny ovlivňuje převážně jeleny na konci ranku, kteří inkasují nejvíce útoků a hrozeb od těch v hierarchii nejvýš postavených.

K rozvolnění mládeneckých skupin dochází brzy po shození paroží. Dominantnější a často starší jedinci, kteří paroží shazují dříve, jsou po shození napadáni jeleny, kteří se snaží využít situace a získat lepší sociální postavení. Takové rozvolnění může mít za následek méně výrazný vztah mezi rankem a velikostí paroží (Bartoš 1986a). Podobně jako již připomínaný vztah ranku a vytloukání (Bartoš 1985).

Poměrně zásadním se jeví typ utvářené hierarchie. Její linearita se ukazuje jako klíčová. Autoři (Bartoš et al. 1988) v této studii zaznamenali mnohé změny. Hierarchie byla komplikovanější s přítomností mnoha trojúhelníkových vztahů oproti lineární hierarchii v předchozích studiích, která byla velice stabilní. Linearita hierarchie se ukázala jako zásadní při odhadu vztahu mezi sociálním postavením jelena a důsledku toho na parožení (Bartoš 1990). Nicméně lineární hierarchie byla popsána i jinými autory (např. Suttie 1985b). Suttie (1985b) uvádí v jeho experimentu hierarchii jako lineární zcela s marginálním výskytem trojúhelníkových vztahů.

Zástupci čeledi jelenovitých se sezónním parožním cyklem jsou rozlišováni do dvou skupin. Do první skupiny patří druhy, u kterých je shození paroží vzápětí následováno růstem nového: jelen evropský, wapiti (*C. canadensis*), sika (*C. nippon*), daněk evropský, srnec obecný (*Capreolus capreolus*), jelen milu (*Elaphurus davidianus*), huemul jižní (*Hippocamelus bisulcus*) a pudu jižní (*Pudu puda*). U druhů patřících do druhé skupiny je krátké období mezi shazováním a začátkem růstu paroží: jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus*) jelenec ušatý (*O. hemionus*), los evropský (*Alces alces*), los americký (*A. Americanus*) a sob polární (*Rangifer tarandus*) (Bartoš 1990, Bartoš & Bubeník 2011). Zatímco u první skupiny je shazování paroží spojeno s počátkem nového růstu, u skupiny druhé je časová prodleva. To může mít za následek i odlišný vliv sociálního postavení na parožní cyklus (Bartoš 1990).

### 1.3 Agonistické chování

U jelena evropského a obecně u kopytníků s omezeným obdobím rozmnožování se toto chování projevuje u samců nejčastěji před a během říje (Koutník 1981). Během celého roku je ale pozorovatelné jak u skupiny samic s mláďaty, tak i u mládeneckých skupin jelenů. Jednotlivé typy hrozeb se liší mezi jeleny a laněmi, a dále je rozdíl u jelenů v době růstu paroží a v době s vytlučeným parožím (Bartoš 1982).

Laně podle Clutton-Brocka et al. (1982) projevují nejčastěji dva typy agonistického chování. Prvním z nich je hlasité frknutí se zakloněnou hlavou a druhým sklopení ušních boltečů. Dalším četným projevem je odehnání konkurenta, kdy se k němu laň přibližuje plynulou chůzí. Vážnější hrozby jsou u samic taktéž přítomny. Skládají se z kopání, a to buď jednou přední nohou, nebo oběma, dále z kousání a boxování (jako takové uváděné Clutton-Brockem et al. 1982). Kousání je často zaměřeno na oblast hlavy, krku a hřbetu. Boxování, byť se zprvu může jevit jako pojem zavádějící, dobře vystihuje dané chování. Laně se při něm zvednou na zadní končetiny a předními uštědří rivalovi několik úderů často do oblasti krku, hrudi a hlavy. Koutník (1981) zavádí pro totožné chování označení „flail“, v překladu mlácení cepem. Ekvivalentem by mohlo být kopání předními při stoji na zadních.

Clutton-Brock et al. (1982) zaznamenali ve studované populaci na skotském ostrově Rhum u jelenů nejčastěji odehnání. To dominantní jedinci občasně doplňují zdánlivě topornou chůzí s bočním pohledem. Vážnějším projevem agonistického chování během růstu paroží je hrozba zvednutou hlavou (Bartoš 1982), kdy jelen zakloní hlavu a bradou směřuje k oponentovi. Často může být doprovázena syčením a skřípáním zubů. Mimo paroží růst je uplatňována hlavně vůči výrazně slabším jedincům, nebo samicím (Bartoš 1982). Dalším projevem je hrozba parožím, kdy jedinec sehne hlavu s parožím k oponentovi. To může být oponentem přijato, což má za následek vzájemné přetlačování (Bartoš & Perner 1985). Zejména v pozdním létě se mladí jeleni vzájemně zaklesnou parožím a přetlačují se. Takové chování ale jen velmi zřídka přejde do vážného souboje (Clutton-Brock et al. 1982). Kopání se u jelenů také vyskytuje, a to jak jednou, tak oběma předními končetinami. Kopání zadními končetinami je u jelenovitých neobvyklé. Jediným druhem z čeledi, který tento projev využívá je los (De Vos et al. 1967). Jeden případ zaznamenala i Koutník (1981) u jelence ušatého. Boxování (kdy se jedinci stojící na zadních atakují předními končetinami) je často přítomno během růstu paroží, kdy je rostoucí tkáň citlivá a snadno zranitelná (Clutton-Brock et al.



1982). Obdobně to uvádí i Koutník (1981) pro jelence ušatého (*Odocoileus hemionus*). Je to patrně nejsilnějším projevem agonistického chování u laní a jelenů během parožního růstu (Bartoš 1982). Dalším doposud nezmiňovaným, avšak nejen v etologii jelenovitých důležitým projevem je takzvaný přímý pohled (Bartoš 1982; Bartoš & Perner 1985). Jelen tak většinou na krátkou vzdálenost napřímo natočí hlavu na oponenta.

Během období, kdy je paroží plně vyvinuté, používají jeleni nejčastěji hrozbu parožím (pro subordinátní adresáty – samce i samice) a přímý pohled (určený zpravidla subordinátním samcům, případně samicím). V období růstu paroží uplatňovali jeleni proti hierarchicky níže postaveným samcům hlavně hrozbu hlavou a přímý pohled (Bartoš & Perner 1985).

Lincoln et al. (1972), uvádí odlišnosti ve střetnutích v závislosti na fázi vývoje paroží a přeneseně na hladinách testosteronu. Podle jejich studie mají jeleni s vyšší hladinou testosteronu (během říje) výraznou tendenci používat paroží oproti předním končetinám, hojně využívaným během parožního růstu a po říji, kdy jsou hladiny testosteronu nižší.

## 1.4 Hormony

Po kapitole věnované ranku, agonistickým interakcím, bude následovat krátké obecné pojednání o hormonech, kterými se zabývá náš experiment a v literatuře byly shledány jako klíčové. Pozornost bude věnována testosteronu, kortizolu a stručně se zmíníme i o insulinu podobnému růstovému faktoru 1 (IGF-1).

Testosteron je steroidním hormonem rozšířeným u řady obratlovců (Bartoš et al. 2012). U třídy savců je produkován primárně v samčích pohlavních žlázách, varlatech, v menším množství je dále secernován v nadledvinách a v ovariích samic. V gonádách samců je produkován Leydigovými buňkami, jejichž počet je regulován luteinizačním (LH) a folikulo-stimulačním hormonem (FSH) (Randal et al. 2002). Luteinizační hormon je dále zodpovědný i za přímou produkci testosteronu. Jeho syntéza je řízena hypotalamo-hypofyzárním systémem, kde jsou v předním laloku hypofýzy (adenohypofýzy) produkovány folikuly stimulační a luteinizační hormony (Randal et al. 2002).

Testosteron řídí spermatogenezi a růst sekundárních pohlavních znaků. U čeledi jelenovitých řídí testosteron načasování klíčových událostí parožního cyklu (Lincoln et al. 1972; Bartoš 1980; Malo et al. 2009; Bartoš et al. 2012).

Kortizol je steroidním hormonem ze skupiny glukokortikoidů a je produkován kůrou nadledvin. Jeho sekrece je regulována hypotalamem, cestou kortikotropin-uvolňujícího hormonu (CRH), působícího na adenohypofýzu. V dalším kroku se z předního laloku hypofýzy uvolňuje adrenokortikotropní hormon (ACTH), který přímo ovlivňuje nadledviny a tím i syntézu kortizolu. Do organismu bývá kortizol uvolňován v situacích spojených se stresem, ačkoliv jeho primární funkcí je zvyšování hladiny cukru v krvi cestou glukoneogeneze (tvorbou glukózy). Antagonistou je mu v tomto ohledu insulin (Randal et al. 2002).

Insulinu podobný růstový faktor 1 (IGF-1) je na rozdíl od předchozích dvou hormonů proteinového původu. Bývá též označován jako somatomedin c. Nejvýznamnějším místem jeho syntézy jsou játra. IGF-1 má výrazný vliv při vnitrobuněčné komunikaci. Navázáním na příslušný receptor pomáhá aktivovat buněčný růst a proliferaci. Uplatňuje se při regulaci růstu

ností a částečně i v parožním růstu, ačkoliv přesný mechanismus není zcela popsán (Suttie et al. 1985a; Sadighi et al. 2001; Bartoš et al. 2012;).

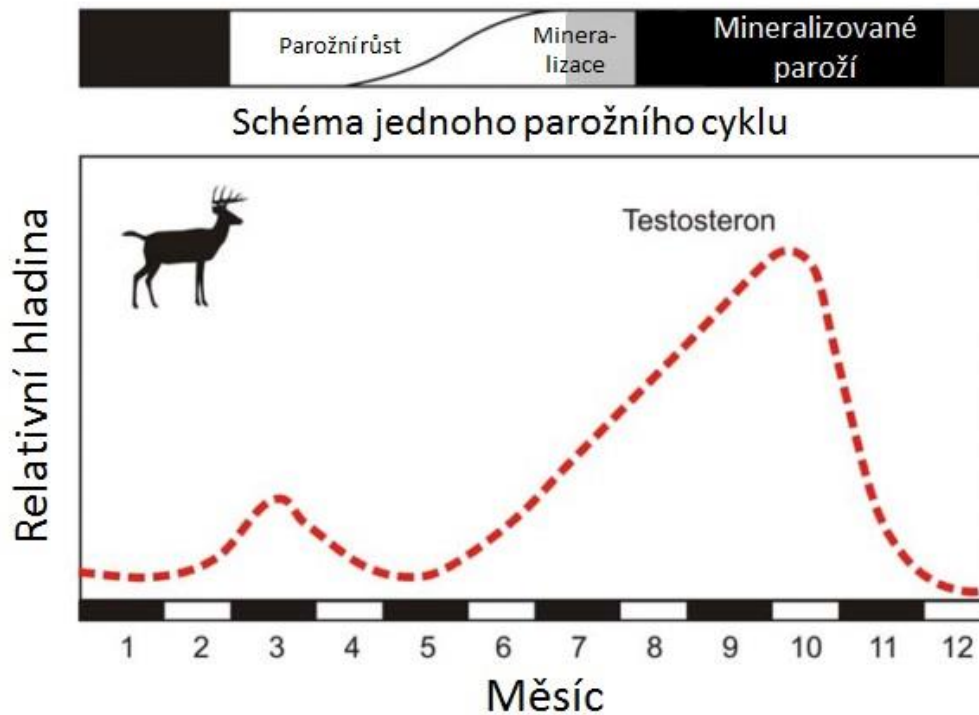
#### **1.4.1 Hormonální regulace**

Již jsme uvedli, že sociální postavení – rank jedince má významný vliv na parožní cyklus a jednotlivé charakteristiky paroží. Sociální postavení jelena je modulováno agonistickým chováním, jemuž byla věnována předešlá kapitola. Nicméně otázkou zůstává regulace tohoto fenoménu na hormonální úrovni.

Již od prvních studií zmíněných v kapitole o sociálním postavení se objevuje předpoklad o řízení parožního cyklu a růstu paroží několika hormony. Bartoš a Hyánek (1982a) označují za důležité kortikoidy a testosteron. Obecně jsou uváděny korelace mezi rankem a hladinami některých hormonů u více druhů savců (Bartoš et al. 1987).

##### **1.4.1.1 Testosteron**

Testosteron, jak již bylo uvedeno v obecném představení hormonů, je spojen s produkcí mikrogamet (spermií) (Malo et al. 2009). Dále se podílí na formování pučnice a regulaci růstu paroží, tedy stejně jako u dalších druhů, řídí vývoj sekundárních pohlavních znaků (Lincoln 1972; Lincoln et al. 1972; Suttie et al. 1984; Li et al. 2003). U jelena evropského, obdobně jako i u jiných sezónně se rozmnožujících druhů, je velká sezónní variabilita v hladinách testosteronu. Během jara zůstávají hladiny nízké, kromě krátkodobého zvýšení, které iniciuje parožní růst (Bartoš et al. 2009). S postupným vzestupem během léta kulminují hladiny testosteronu v průběhu říje. Během zimy dochází k prudkému poklesu (Lincoln 1972) a hladiny jsou nízké až do shozu a počátku růstu nového paroží, obvykle v brzkém jaře (Fig.2.).



Obr. 2. Schéma průběhu ročního cyklu testosteronu pro jelence běloocasého (*Odocoileus virginianus*). Převzato a upraveno dle Bartoš et al. (2012).

Kromě anuálního cyklu hladin testosteronu byly u jelenů popsány i změny spojené se zvyšujícím se věkem. Malo et al. (2009) pozorovali Výrazný vzestup mezi druhým a třetím rokem, zatímco u starších jedinců (3–6 let věku) zahrnutých do experimentu byly hladiny testosteronu velice podobné.

Zvýšené hladiny testosteronu bývají pozitivně korelovány se vzestupem počtu parazitických hlístic (*Nematoda*), což potvrzuje takzvanou imunokompetentní hypotézu hendikepu (*immunocompetence handicap hypothesis*). Tu popisují Folstad a Karter (1992). Jedná se o duální efekt testosteronu, který na jedné straně řídí vývoj znaků podléhajících pohlavnímu výběru, avšak na straně druhé snižuje rezistenci k parazitům. Pozitivní závislost nákazy nematody na testosteronu potvrzují dále Malo et al. (2009). Tento trend ale ve své studii nepotvrdili Ditchkoff et al. (2001a). Nicméně ti měli velmi omezenou dobu sběru dat (říjen a listopad ve dvou po sobě následujících letech), která může výsledky ovlivnit.

Vývoj parožní hmoty je spojen se zvýšením koncentrace testosteronu u mnoha druhů cervidů (Bartoš et al. 2012). Během parožního růstu stoupající hladiny testosteronu nejprve

stimulují parožní růst. Po překročení určité prahové hodnoty zastavují růst parohu mineralizací a jeleni paroží vytloukají. To je ve shodě se studiemi, které provedli Suttie et al. (1984), Suttie et al. (1995), Malo et al. (2009), Gaspar-López et al. (2010) a Bartoš et al. (2012).

Počátek růstu nového paroží je spojen s krátkodobým testosteronovým pulsem. Dominantní jedinci mají dřívější a vyšší nárazové zvýšení hladin testosteronu během období, kdy jsou hladiny nízké. To má za následek rychlejší zahájení růstu nového a tedy i dřívější shazování starého paroží (Bartoš 1990).

Vytloukání paroží nastává v období, kdy se hladiny testosteronu sezónně zvyšují (Lincoln 1992). Interakce mezi dominantními samci mohou být zodpovědné za zvýšení testosteronu, zatímco u subordinátních jedinců dochází vlivem interakcí ke zvýšení hladiny glukokortikoidů snižujících hladinu testosteronu (Bartoš 1990).

To, že je růst paroží doprovázen nízkými hladinami testosteronu, potvrzují i studie prováděné na kastrováných jedincích. Samci jsou po kastraci totiž schopni dosáhnout stejného paroží jako při zachování schopnosti reprodukce. Paroží ale zůstává v lýči a nemineralizuje (Li et al. 2003; Price & Allen 2004).

#### **1.4.1.2 Kortizol**

Kortizol, jak bylo uvedeno, je hormon spojený se stresovou reakcí organismu. Nejvyšší hodnoty byly u jelenů evropských pozorovány během jara, zatímco během období rozmnožování se snižovaly (Gaspar-López et al. 2010). Podle autorů je pokles během říje daný inhibičním účinkem testosteronu na uvolňování kortizolu. V experimentu spojeném s agonistickým chováním odrážejícím se v ranku a některými hormony, došli Bartoš et al. (2010) k zajímavým výsledkům. Přidání znatelně mladších a slabších jelenů do stávající skupiny dospělých samců přeměnilo agonistické chování dospělců. Ti se pak zaměřovali v útocích na slabší a hierarchicky níže postavené jeleny, čímž snížili frekvenci potyček s rovnocennými partnery. Pokud byla skupina dospělých samců ve výběhu sama, bylo sociální postavení v negativním vztahu s hladinami testosteronu. Avšak po přidání mladších jelenů byla situace zcela opačná, se zvyšujícím se sociálním postavením se zvyšovaly koncentrace testosteronu. Když byli dospělci ve skupině sami, byli stresováni kompeticí se stejně silným soupeřem, což vyústilo ve zvýšené hladiny kortizolu, zatímco po přidání mladíků hodnoty kortizolu poklesly.

Nízké koncentrace testosteronu byly spojené s vysokými hladinami kortizolu a nízkou tělesnou hmotností, ale nebyla prokázána žádná přímá závislost kortizolu na testosteronu (Bartoš et al. 2010). Zdá se proto, že chronický stres může způsobovat zvýšení hladin kortizolu, což má pravděpodobně za následek pokles hladin testosteronu.

#### **1.4.1.3 Inzulinu podobný růstový faktor 1 (IGF-1)**

Vlivem IGF-1 na parožní růst se zabývali především studie Suttieho od počátku osmdesátých let minulého století. Při porovnání hormonálních hladin během růstu paroží uvádí Suttie et al. (1985a) jako stěžejní hormon IGF-1. Závěr vychází z vlivu IGF-1 na chrupavky, tedy i na paroží v růstu. Zvýšené hladiny hormonu na konci období parožního růstu prokázal i Reyes et al. (1997), ačkoliv Ditchkoff et al. (2001b) dokládají snížení až o 40 % s přícházející říjí. Převládlo tedy dočasné přesvědčení, že IGF-1 je hlavním hormonem zodpovědným za regulaci vývoje paroží.

Další studie, provedená na pudu jižním uvádí, že vzestup IGF-1 koreloval s parožním růstem pouze u dominantních jedinců. Paroží však rostlo i těm subordinátním (Bartoš et al. 1998). Experiment na dalším druhu jelenovitých, kde není paroží jen výsadou samců, na sobu polárním, poukázal na odlišnost mezi pohlavími. IGF-1 totiž odpovídalo růstu paroží u samců, nikoliv však u samic (Bubenik et al. 1998). Výsledkem pozdější studie provedené na kastrovaných daňcích bylo zjištění, že pro opětovný parožní růst jsou nezbytné určité hladiny androgenů v krvi a nikoliv IGF-1. Nižší hladiny androgeních hormonů můžou totiž zvýšit citlivost parožních buněk k stimulaci IGF-1 (Bartoš et al. 2000).

To, že primárním hormonem zodpovědným za parožní růst je testosteron, potvrdili Bartoš et al. (2009) dále i na jelenech evropských. V experimentu byli sledovány dvě skupiny samců odlišného věku. Avšak jen u skupiny dvouletých jelenů zaznamenali autoři možný vliv IGF-1 na parožní růst. Ten je ale u jelenů nedosahujících somatické dospělosti pravděpodobněji spojen s obecným tělesným vývojem, než parožním růstem (Bartoš et al. 2009). IGF-1, stejně jako další ve studii sledované hormony, nepodléhal sezoním změnám. Ty ovšem autoři zaznamenali u testosteronu a luteinizačního hormonu, který by měl právě zvýšení testosteronu stimulovat.

## 1.5 Telemetrické obojky

S rozvojem telemetrických systémů v posledních dvaceti letech stoupá i počet studií, které telemetrii využívají ke sledování mnoha informací o vybraných druzích. Tím patrně nejrozšířenějším systémem je GPS (*global positioning system*). Systém pracuje na bázi satelitů a přijímacím zařízením jsou u velkých savců nejčastěji obojky (Lotek Wireless Inc. 2006). Kromě informace o poloze sledovaného zvířete jsou obojky schopné poskytovat například data k měření aktivity (Turner et al. 2000; Ungar et al. 2005; Coulombe et al. 2006), informace o teplotě a další informace, volitelné často podle potřeb experimentátora. Poziční data jsou zaznamenávána v intervalu, který může být nastavitelný dle požadavků experimentu.

V nedávné době bylo provedeno mnoho studií využívajících GPS pro sledování několika zástupců jelenovitých. Studie se zaměřily na jelence běloocasé (Kochanny et al. 2009), jeleny evropské (Löttker et al. 2009; Sunde et al. 2009), srnce evropské (Heurich et al. 2012) a losy evropské (Moen et al. 1996).

## 1.6 Závěr literárního přehledu

Velikost paroží může být dobrým ukazatelem nositelovy kvality a tudíž mít významnou roli v pohlavním výběru (Kruuk et al. 2002; Bartoš et al. 2007). Ditchkoff et al. (2001a) uvádí velikost paroží jako nefalšovaný signál kvality jedince. To je ve shodě s hypotézou dobrých genů (*good gene hypothesis*), (Hamilton & Zuk 1982). Podle ní si samice vybírají samce s výrazně vyvinutými sekundárními pohlavními znaky, které jsou nefalšovaným signálem jeho kvality. Předpokladem je předání „dobrých genů“, takových, které kódují právě vybraný fenotyp jedince.

Větší a více členité paroží je typické pro jeleny s vyšším sociálním postavením (Bartoš & Hyánek 1982a; Bartoš & Hyánek 1982b, Bartoš & Bubeník 2011), což dobře odpovídá uvedené hypotéze. U dominantních jelenů zároveň nastávají důležité události parožního cyklu dříve než u ostatních. Majoritním regulačním hormonem růstu paroží je testosteron (Lincoln et al. 1972; Bartoš 1980; Malo et al. 2009; Bartoš et al. 2012). Změny v ranku modulované agonistickým chováním vedou i ke změnám v hladinách testosteronu. Ukázalo se, že i zdánlivě nevýznamná změna, jako přidání mladších jedinců do skupiny, může mít velké následky (Bartoš et al. 2010). Konkrétně změnu hormonálních hladin. Klíčové se tedy zdá to, jak jedinec sám vnímá vlastní sociální postavení ve vztahu k okolí (Bartoš et al. 2004; Bartoš et al. 2010).

Vlivy sociálního postavení ve skupině a s ním spojených hormonálních změn byly popsány v předcházejících kapitolách. Zejména experiment s přidáváním slabších jedinců do sociálně stabilizované skupiny dospělých jedinců ukázal, jak je klíčové důležité vycházet při hodnocení z detailních sociálních vztahů (Bartoš et al. 2010).

Protože víme, že se různí jedinci sdružují s jinými nenáhodným způsobem (Bartoš & Perner 1985), soustředili jsme se v předkládané práci na to, kdo se sdružuje s kým a z jakých pohnutek. Předpokladem bylo, že se budou jeleni sdružovat buď proto, že je jim spolu dobře („Přátelé“), nebo proto, že spolu soupeří o sociální postavení a sdružují se proto, aby si toto postavení vybojovali a upevnili („Konkurenti“). Dále jsme předpokládali, že dělení mládenecké skupiny bude ovlivňovat vzájemná vzdálenost mezi jedinci a že právě dělení jak dle vzájemného vztahu („Přátelé“ a „Konkurenti“), tak dle vzájemné průměrné vzdálenosti, kterou mezi sebou jeleni udržují, bude reflektováno v koncentracích sledovaných hormonů.



## 2. Cíle práce

Na základě předchozích studií jsme chtěli ověřit předpoklad, že jeleni mezi sebou udržují sociální vztahy i na nižší než skupinové úrovni a že to samo o sobě zásadně ovlivňuje klíčové hormony, které se mohou účastnit při časování parožního cyklu a při růstu paroží (testosteron, kortizol). Dominantní jedinci mívají větší paroží a shazují a vytloukají paroží dříve.

Hlavní otázkou je, co může jedinec dál udělat pro zvýšení růstu vlastního paroží, a tedy (bereme-li v potaz hypotézu dobrých genů) pro zvýšení své reprodukční zdatnosti.

Naše předpoklady byly:

- 1) Mládenecká skupina se rozpadá na podskupiny podle toho, zda spolu jeleni chtějí být či nikoliv. To nám může indikovat pomocí GPS obojků měřená interindividuální vzdálenost mezi jeleny navzájem. Předpokládali jsme, že nejvíce budou ovlivněni ti jeleni, kteří se budou dlouhodobě zdržovat v nejkohezivnější skupině (tzn. ve skupině s nejnižšími interindividuálními vzdálenostmi). Pro získání prvních výsledků jsme se chtěli soustředit na srovnání jelenů v této skupině s nejužšími vztahy a ostatními jeleny, bez ohledu na jejich možné tendence sdružovat se případně do dalších sociálních podskupin.
- 2) V mládenecké skupině jsme dále očekávali výskyt několika charakterů vzájemného, dyadického vztahu. Předpokládali jsme, že jeleni budou tvořit dyády, kdy vzájemný vztah bude buď „přátelský“ a samci se tedy budou napadat zcela výjimečně, pokud vůbec, nebo „konkurenční“, kdy se jeleni budou napadat častěji.

Z těchto základních premis jsme vycházeli při analýze hormonálních dat. V této práci jsme se zaměřovali na testosteron a kortizol, u kterých jsme chtěli zjistit, zdali se jejich koncentrace liší v závislosti na charakteru vzájemného dyadického vztahu a udržované interindividuální vzdálenosti.

Naším hlavním cílem proto bylo popsat uskupení jelenů na menším měřítku, než doposud uváděné mládenecké skupině za pomoci interindividuálních vzdáleností a počtu

agonistických interakcí mezi interagujícími dyádami jelenů a zjistit, zdali a jak se takové uskupení odráží na jejich hormonálních hladinách.

### **3. Metodika**

#### **3.1 Popis chovu**

Experiment probíhal v období růstu paroží (tzn. od shoení paroží starého, do vytlučení paroží nového) na pokusném experimentálním chovu jelena evropského Podlesko Výzkumného ústavu živočišné výroby v Praze – Uhřetěvsi. Jeleni se během pokusu pohybovali volně ve dvou až třech 0,75 ha velkých oplocených výběžích. V každém výběhu byl přístřešek, jako úkryt hlavně před horkým počasím, uměle vytvořené kaliště a nádrž s vodou. Zvířata převážně spásala přítomnou vegetaci, měla přístup k minerálnímu lizu a pravidelně byla dokrmována doplňkovým krmivem. To se skládalo ze třech částí. Třetinu tvořil celý oves a další dvě třetiny byly složeny z ječného a sojového šrotu. Tato krmná směs je v pokusném chovu zavedena dlouhodobě převážně kvůli udržení krotkosti pokusných zvířat (a v důsledku toho také jejich manipulovatelnosti, nezbytné především při odběrech krevních vzorků, výměny obojků s GPS apod.).

#### **3.2 Sběr dat**

Data byla sbírána jak přímým pozorováním jelenů, tak během pravidelných manipulací. Do pokusu bylo zahrnuto celkem devatenáct jelenů od dvou do sedmi let věku.

##### **3.2.1 Pozorování**

Pozorování agonistického chování probíhalo jednou až dvakrát v týdnu od konce května do konce srpna 2013, a to vždy večer a následující ráno, tedy v obdobích zvýšené aktivity zvířat. Večer bylo samcům podáno suplementární krmivo. Ráno pozorování probíhalo bez tohoto stimulu. Standardním časem jednoho pozorování byly dvě hodiny. Chování bylo pozorováno ze stacionárního posedu jedním pozorovatelem. K rozpoznání typu interakce a účastníků se samců byl používán dalekohled s patnáctinásobným zvětšením a stabilizací

obrazu. Pozorované chování bylo souběžně komentováno na digitální záznamník a později dále zpracováno.

Projevy agonistického chování byly pro účely experimentu následovně rozděleny a charakterizovány na základě již dříve uvedených prací (např. Koutník 1981; Bartoš 1982; Clutton-Brock et al. 1982.; Bartoš 1985), (Tabulka 1.).

Číslo	Agonistické interakce	Charakteristika
1	<i>Poskočení</i>	Jelen směrem k oponentovi vymrští současně obě přední končetiny, o které se zapře.
2	<i>Prohánění</i>	Pronásledování oponenta v běhu na vzdálenost několika málo, až desítek metrů.
3	<i>Kopání</i>	Zahrnuje jak kopání jednou přední končetinou, tak oběma.
4	<i>Kousání</i>	Mířené na všechny dostupné části těla, avšak nejčastěji na hřbet jedince.
5	<i>Přímý pohled</i>	Hlava natočená směrem k oponentovi.
6	<i>Hrozba zvednutou hlavou</i>	Zvednutí a zaklonění hlavy, kdy je brada nasměrována k oponentovi.
7	<i>Hrozba paroží</i>	Sklonění hlavy s paroží směrem k oponentovi. Přítomné jak během parožího růstu, tak hlavně při plně vyvinutém paroží.
8	<i>Útok paroží</i>	Úder paroží při skloněné hlavě, výpad; často následuje po hrozbě paroží. Přítomen převážně při plně vyvinutém paroží
9	<i>Útok předními</i>	Jedinci se postaví na zadní končetiny a předními se snaží zasáhnout protivníka.
10	<i>Šermování paroží</i>	Obsahuje přetlačování, kroužení, a vzájemné střety paroží

**Tabulka 1. Typy agonistických interakcí, jež se vyskytovaly v námi pozorované mládenecké skupině a byly odlišovány pro potřeby experimentu.**

Kromě agonistického chování byly zaznamenávány i přátelské interakce – zahrnují vzájemné drbání paroží, očichávání atd. Jelikož ale tvořily jen zanedbatelnou část dat (1,6%), dále nebudou vyhodnocovány.

Celkově bylo během třiceti pozorování zaznamenáno dvanáct set devět interakcí.

### 3.2.2 Manipulace se zvířaty, odběr pozičních dat a krevních vzorků

Se zvířaty, zařazenými do experimentu, bylo pravidelně manipulováno. Zpravidla v časovém rozvrhu jednou za měsíc byly zkontrolovány a očištěny identifikační obojky a v případě potřeby nahrazeny za nové. Dále byla stažena telemetrická data z GPS obojků, ukládaná v paměťovém modulu obojku (Lotek serie 3300s), a byly odebrány krevní vzorky pro stanovení hormonálních hladin. Manipulace a odběr vzorků probíhal v k tomu určeném speciálním manipulačním zařízení (*Crush*, též například Baxter et al. 1999; Kierdorf & Bartoš 1999; Gómez et al. 2006; Barrell et al. 2009), kde byli samci omezeni v pohybu a odběry krevních vzorků mohly být uskutečněny rychle a bezpečně.

Stanovení koncentrací hormonů v odebraných krevních vzorcích bylo provedeno externím zpracovatelem: ELISA Development s.r.o., Radiová 7, 102 31 Praha 10.

## 3.3 Statistické zpracování

### 3.3.1 Testování vzájemného vztahu

Statistická analýza byla provedena v programu SAS (verze 9.4). Na počátku zpracování dat byly z telemetrických GPS souřadnic vypočítané průměrné interindividuální vzdálenosti za celou sezónu.

Pro každého sledovaného (fokálního) jelena byla vypočtena interindividuální vzdálenost a počet interakcí s každým dalším jelenem (tzn. pro každého jelena celkem 18 dyadických vztahů). Do další analýzy vstupovaly tyto dyadické vztahy jako základní jednotka (celkové  $n=342$ ). Všechny další proměnné (dále vyjmenované jako pevné efekty), vstupovaly do analýzy vždy v podobě hodnoty fokálního jedince.

Aby bylo objektivně odhadnuto, kteří jelena se sdružovali s kterými, použili jsme pro počáteční roztřídění shlukovou analýzu (Proc Cluster s defaultní metodou = hierarchical) pro průměrnou interindividuální vzdálenost fokálního jedince za celé období pozorování pro všechny dyadické vztahy. Protože bylo pro každého jelena použito celkem 18 dyadických vztahů, mohly být některé dyády téhož fokálního jelena zařazeny do více typů uskupení. Stejně tak byla shluková analýza použita pro rozdělení mládenecké skupiny podle počtu agonistických interakcí fokálního jedince pro všechny dyadické vztahy. Také v tomto případě

mohly dyády stejného jelena být kategorizovány ve skupině „Přátel“ s některými jeleny, zatímco ve skupině „Konkurentů“ s jinými jeleny.

Na vlastní zpracování dat byly použity zobecněné lineární smíšené modely (GLMM) s použitím PROC MIXED. Ve všech GLMM byla náhodným efektem identita fokálních jedinců, aby byl eliminován vliv opakovaných měření na stejných subjektech. Pevnými efekty byly: interindividuální vzdálenost (1,6 až 576 m), věk v letech (2–9 let), tělesná hmotnost na začátku pozorování (50–152 kg), tělesná hmotnost na konci pozorování (42–196 kg), koncentrace testosteronu (0,16 až 4,08 ng/ml), koncentrace kortizolu (5,7 až 73,3 ng/ml), procento „přátel“ (27,27–100%), souhrn agonistických interakcí se všemi ostatními jeleny (36–180) a kategoriální proměnné: kategorie pozorování (u krmiva, bez krmiva), uskupení („Nejbližší společníci“ a „Mimoskupinová“) a dominance (dominantní, subordinátní). Protože však byly některé proměnné vzájemně vysoce korelovány (věk vs. tělesná hmotnost na začátku pozorování  $r = 85$ ,  $P < 0.001$ , věk vs. tělesná hmotnost na konci pozorování  $r = 74$ ,  $P < 0.001$ ), vstupoval do modelu vždy jen jeden faktor (V případě testování charakteru vzájemného vztahu věk, zatímco při analýze hormonálních koncentrací hmotnost na konci pozorování). Počty agonistických interakcí u krmení byly prakticky identické s počty agonistických interakcí celkem ( $r = 0.98$ ,  $P < 0.001$ ), a proto bylo počítáno jen s jejich souhrnnými počty (0 až 26 interakcí). Všechny počitatelné proměnné vstupovaly do modelu jako průměr za celou sezónu. GLMM byl budován tak, že do něj nejdříve byly vloženy efekty, které jsme predikovali, že budou mít vliv. Pak byly k modelu postupně přidávány další pevné faktory. Ty, které nebyly statisticky významné na hladině významnosti  $P < 0,05$ , byly z modelu vyřazeny a nebudou ani dále diskutovány.

Jako další proměnná bylo počítáno dominantní skóre (dále jen skóre). Skóre bylo počítáno podle následujícího vzorce.

$$skóre = \frac{\text{počet výher} + 1}{\text{počet proher} + 1}$$

kde „počet výher“ a „počet proher“ je počet vítězných nebo prohraných agonistických interakcí za celou sezónu v rámci dyadického vztahu pro každou dvojici jelenů. Výhra byla

stanovena v případě delších interakcí ústupem protivníka, kdy byl ústup považován za prohru. Pokud se jednalo o kratší interakce (kopání, kousání), vítězem byl iniciátor, poraženým adresát, protože se nevyskytl ani jediný případ, kdyby se napadený jelen proti útoku bránil. Jedna se přičítá v čitateli i jmenovateli pro případ, že by byl počet roven nule.

Pro testování rozdílů kategoriálních proměnných byly použity průměry nejmenších čtverců (LSMEANs). Detailní rozdíly mezi kategoriemi byly testovány pomocí t-testu. Pro eliminaci mnohonásobného srovnání byla dále použita Tukey – Kramer aproximace.

### **3.3.2 Agonistické interakce a interindividuální vzdálenosti**

Pro zodpovězení otázky vztahu agonistických interakcí a interindividuálních vzdáleností byly sestaveny dva GLMM modely. Jako závislá proměnná do prvního modelu vstupoval počet agonistických interakcí. V druhém modelu byla závisle proměnnou průměrná interindividuální vzdálenost.

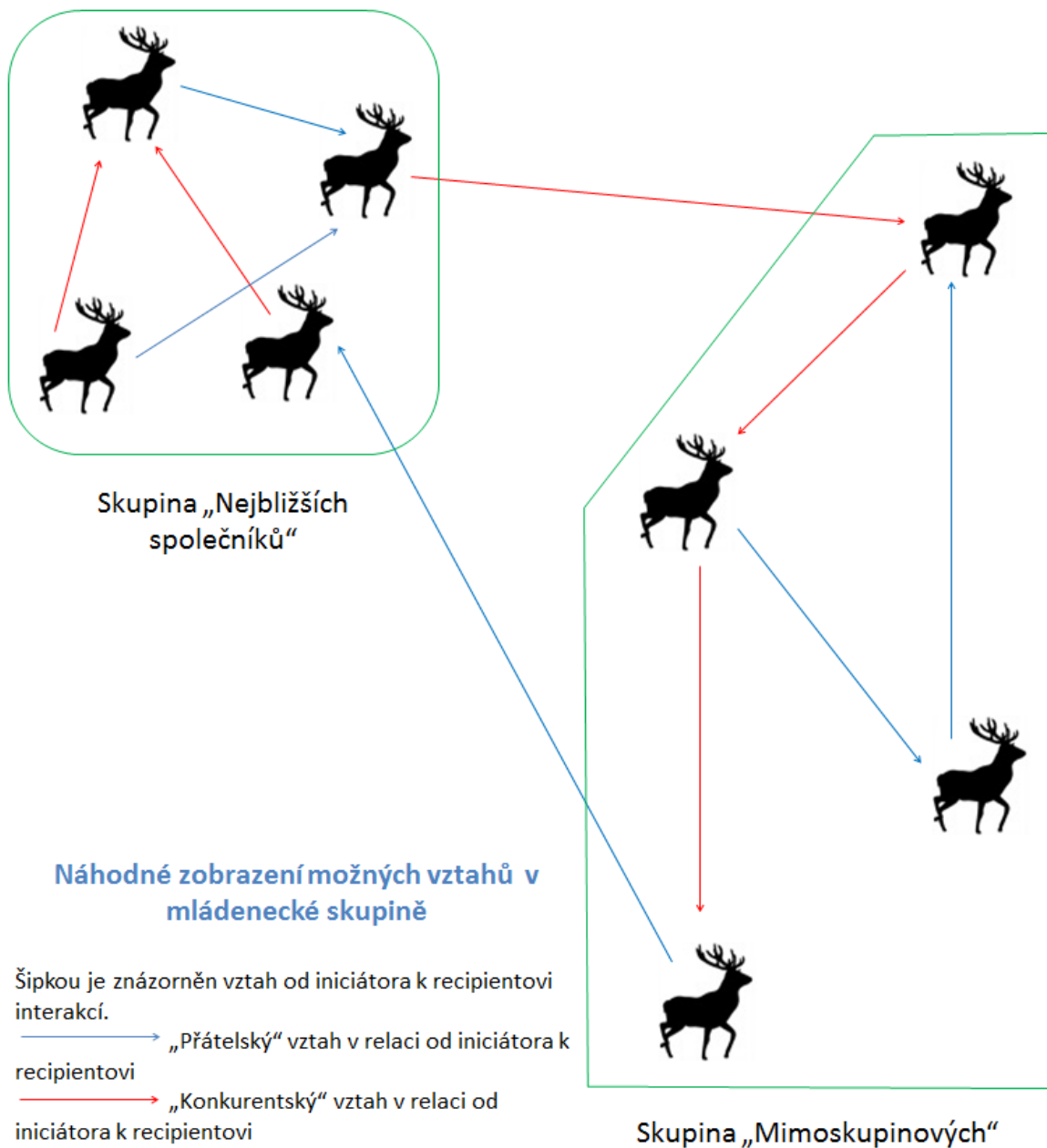
### **3.3.3 Koncentrace testosteronu a kortizolu**

Pro analýzu závislosti koncentrací hormonů byly rovněž aplikovány dva GLMM modely, kde byla závisle proměnnou koncentrace testosteronu, respektive koncentrace kortizolu. S ohledem na normalitu rozdělení, byla koncentrace testosteronu logaritmována (s použitím přirozeného logaritmu).

## **3.4 Ilustrační schéma dělení studované mládenecké skupiny**

Následující schéma studované mládenecké skupiny uvádíme pro snazší porozumění uváděných dělení v experimentu. Uvedeno je dělení jak podle interindividuální vzdálenosti („Mimoskupinová“ a „Nejbližší společníci“) tak také na základě agonistických interakcí („Přátelé“, „Konkurenti“). Znázornění at' pozitivních či negativních vztahů mezi jeleny je v tomto schématu náhodné. Domníváme se, že schéma reálné situace v mládenecké skupině by bylo velice nepřehledné a to kvůli propojení všech jelenů se všemi ostatními.

## Schéma dvou dyadických dělení v experimentu



## 4. Výsledky

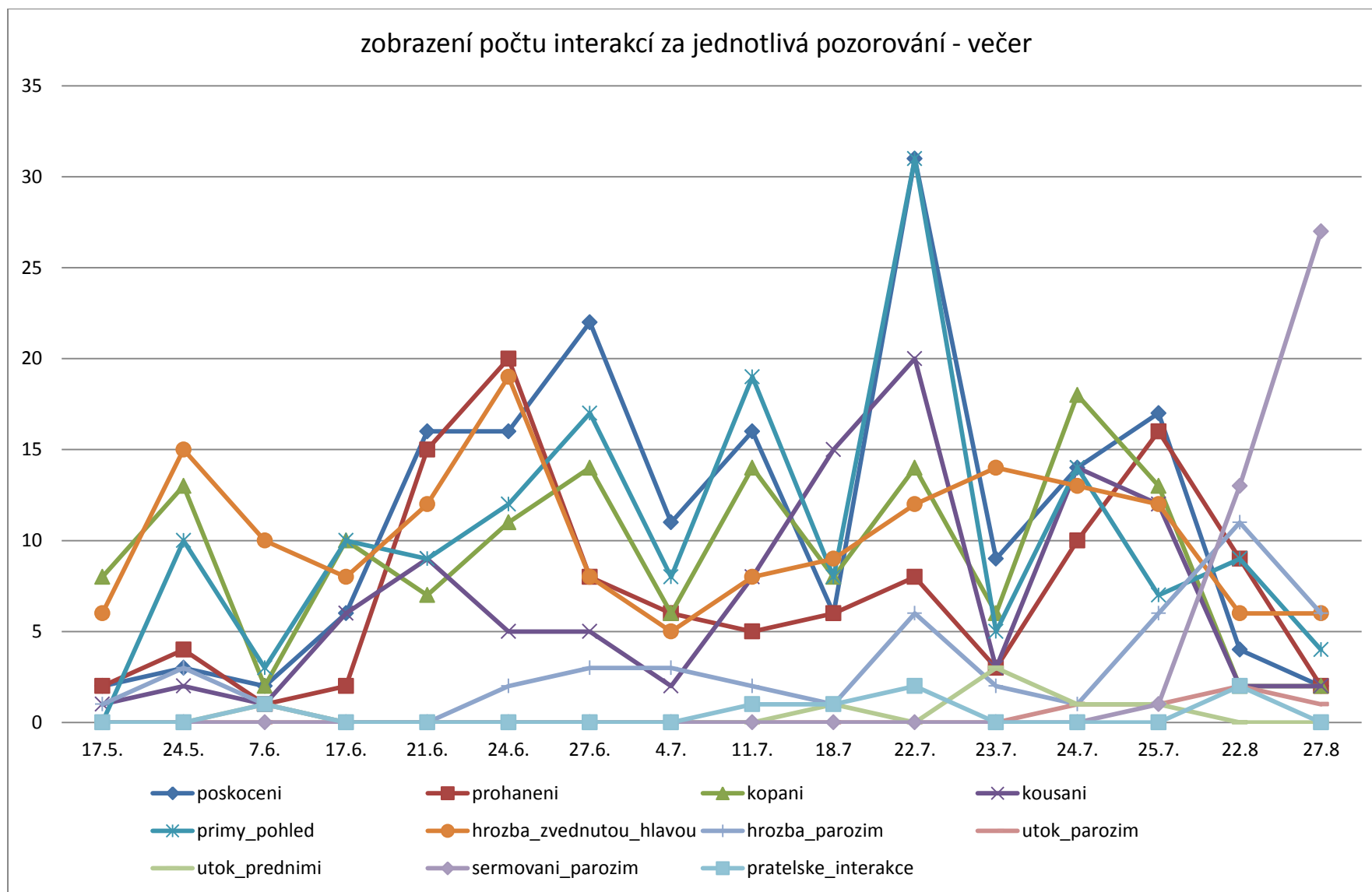
### 4.1 Interindividuální vzdálenosti mezi jeleny podle GPS

Během sledovaného období bylo prostřednictvím telemetrických obojků celkem zaznamenáno 23 725 pozic jelenů. Z těchto souřadnic byly později vygenerovány interindividuální vzdálenosti mezi všemi devatenácti jeleny zahrnutými do experimentu.

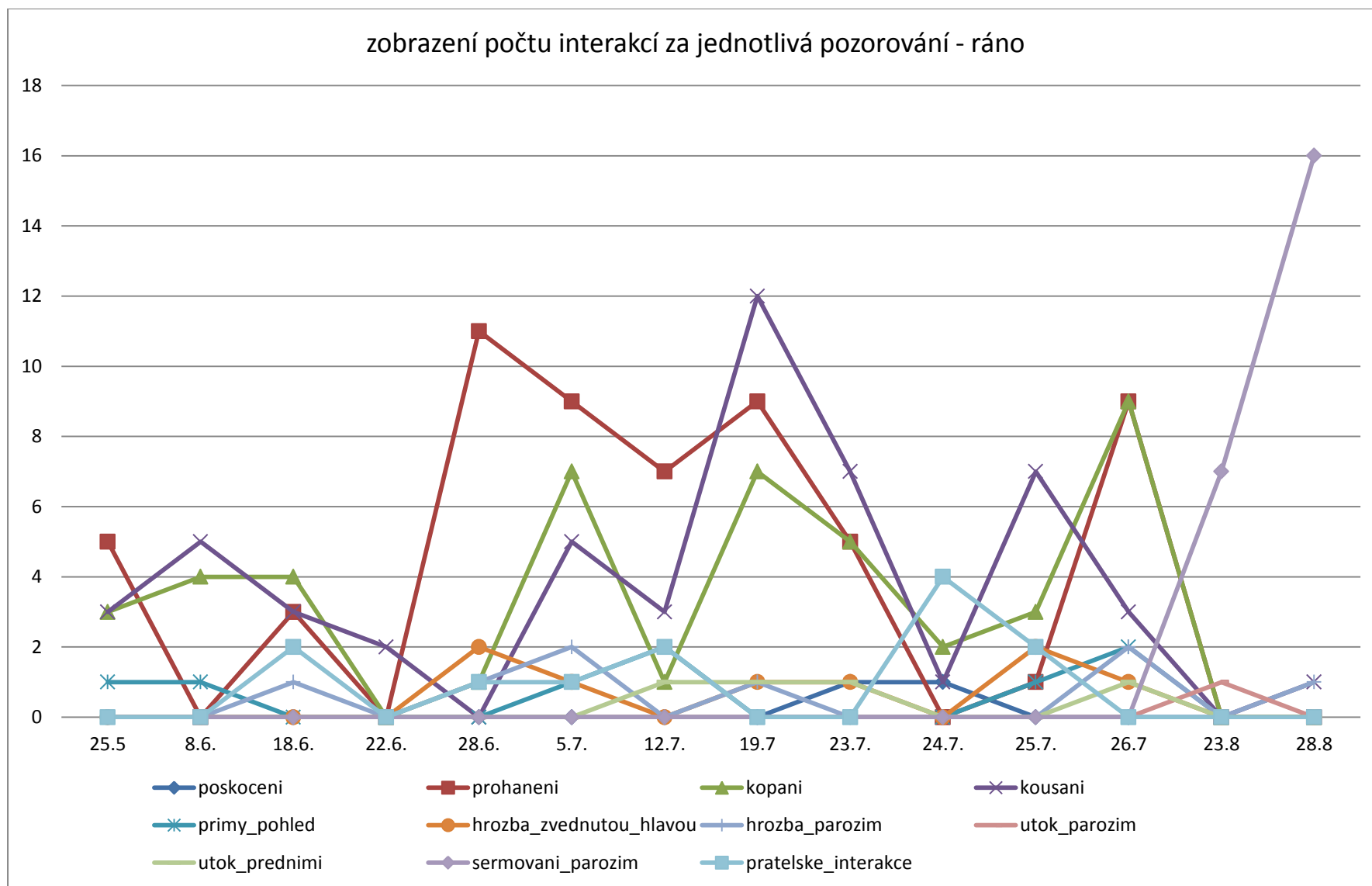
### 4.2 Agonistické interakce

Za čtyři měsíce pozorování bylo za celkovou dobu pozorování v úhrnné době šedesáti hodin zaznamenáno 1209 agonistických interakcí. Následující grafy (Obr. 3, Obr. 4, Obr. 5) ilustrují vývoj typu a množství interakcí mezi jednotlivými pozorováními. Je zde patrný rozdíl v souhrnném množství interakcí mezi pozorováním večer (986) a pozorováním ráno (223), (Obr. 5). Přátelské reakce byly velmi vzácné (19, tj. 1.6%) a proto nebyly dále vůbec vyhodnocovány.

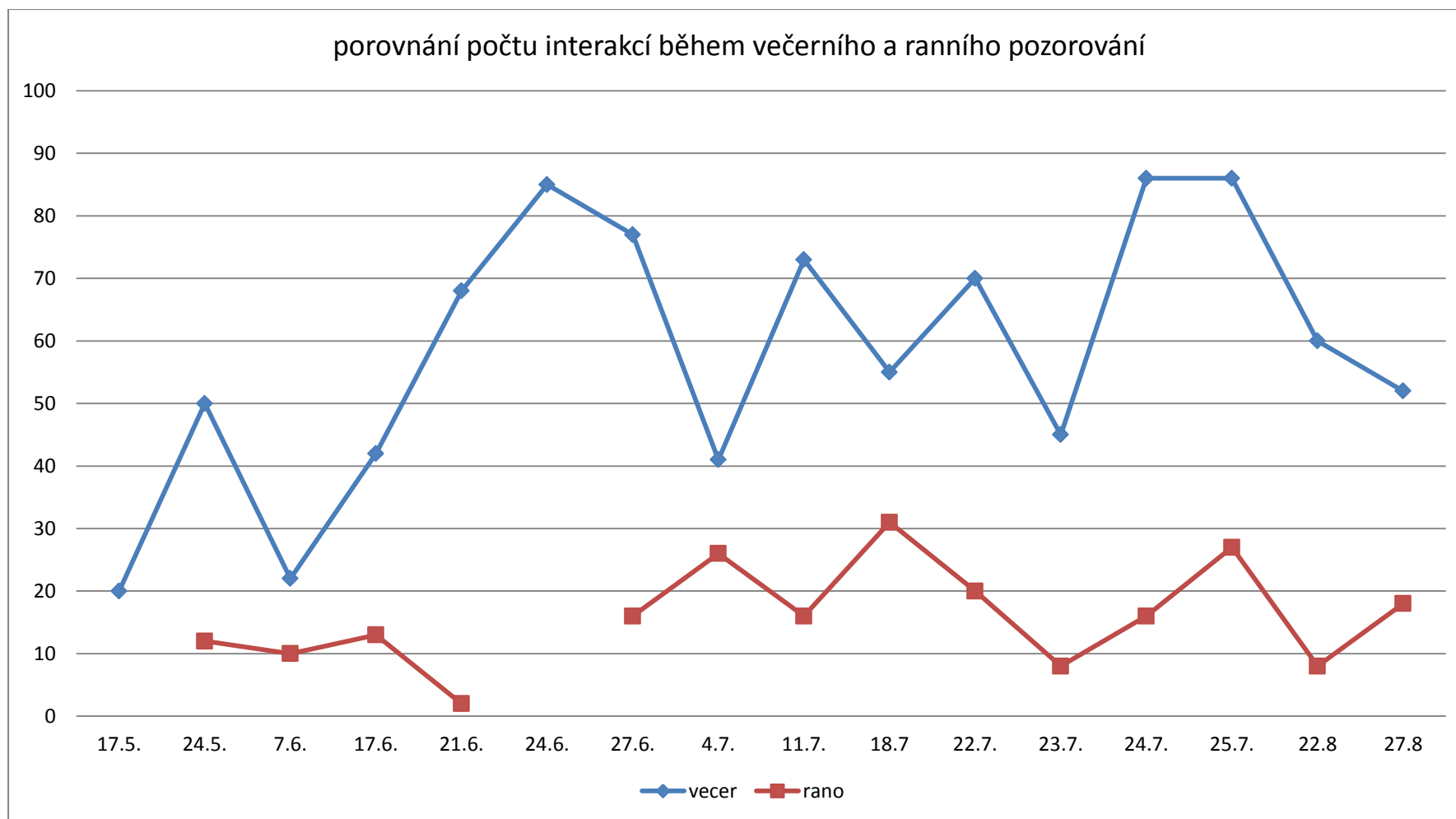




Obr. 3) Graf typu a počtu zaznamenaných interakcí během večerních pozorování.



Obr. 4) Graf typu a počtu zaznamenaných interakcí během ranních pozorování.



Obr. 5) Graf porovnání počtu interakcí během večerních a ranních pozorování.

## 4.3 Charakter vzájemného vztahu

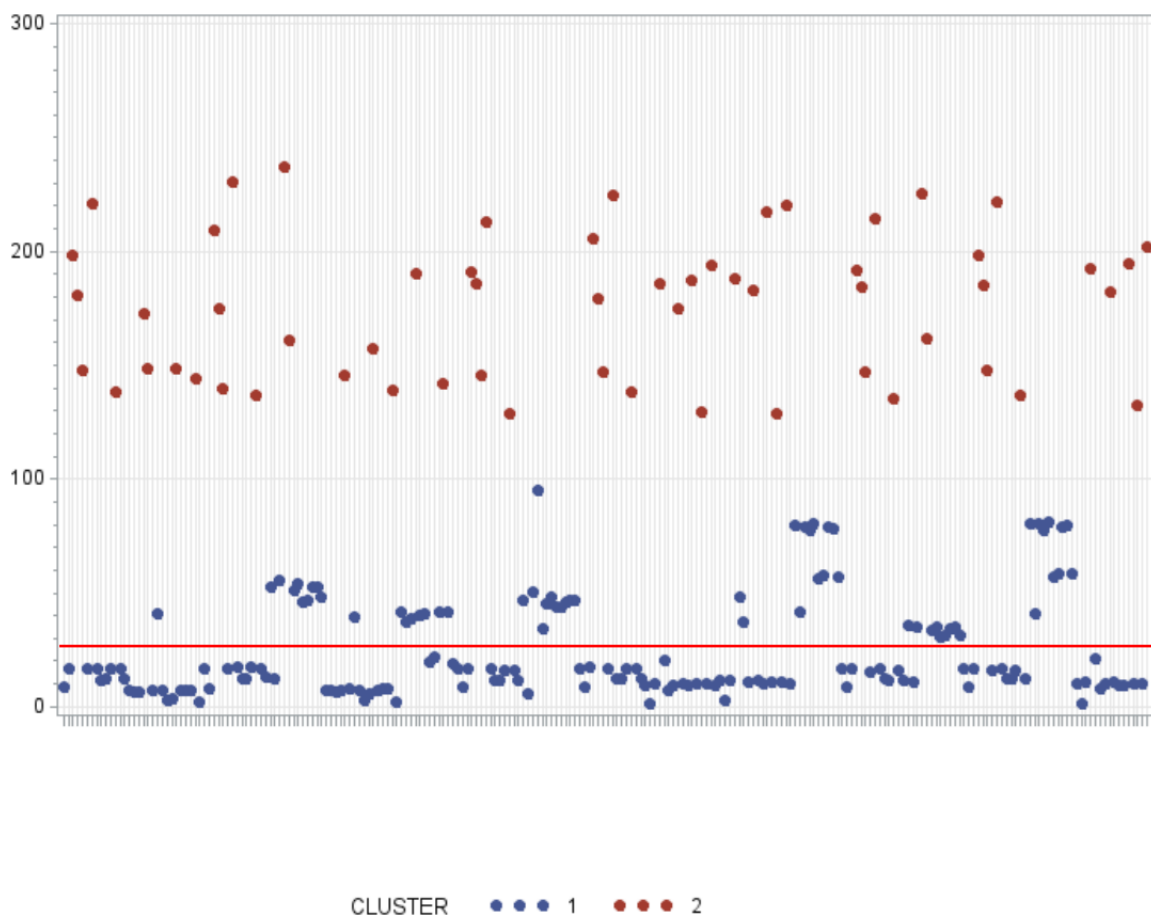
### 4.3.1 Klastrová analýza interindividuálních vzdáleností a agonistických interakcí

V mládenecké skupině složené z devatenácti jedinců rozdělila shluková analýza skupinu jelenů na jedince, kteří se od sebe v průměru za celou sezónu nevzdálili na více než 22 metrů („Nejbližší společníci“) a jedince, kteří byli od sebe vzdáleni v průměru na více než 22 m („Mimoskupinová“), často až na vzdálenost několika set metrů.

Postupné rozdělování na tři a více klastrů průměrné interindividuální vzdálenosti vždy odseparovalo jako první klastr stejnou skupinu dyád (Obr. 6; Obr. 7; Obr. 8.). Přestože klastrová analýza naznačila existenci tří klastrů uskupení jelenů, z povahy zadání této práce jsme zvolili srovnání mezi klastrem s nejmenšími vzdálenostmi a všemi ostatními. Vypočtená maximální interindividuální vzdálenost v prvním klastru byla 22 metrů a všechny dyády mezi jeleny byly označeny jako „Nejbližší společníci“, zatímco páry s vyšší hodnotou byly označeny jako „Mimoskupinová“.

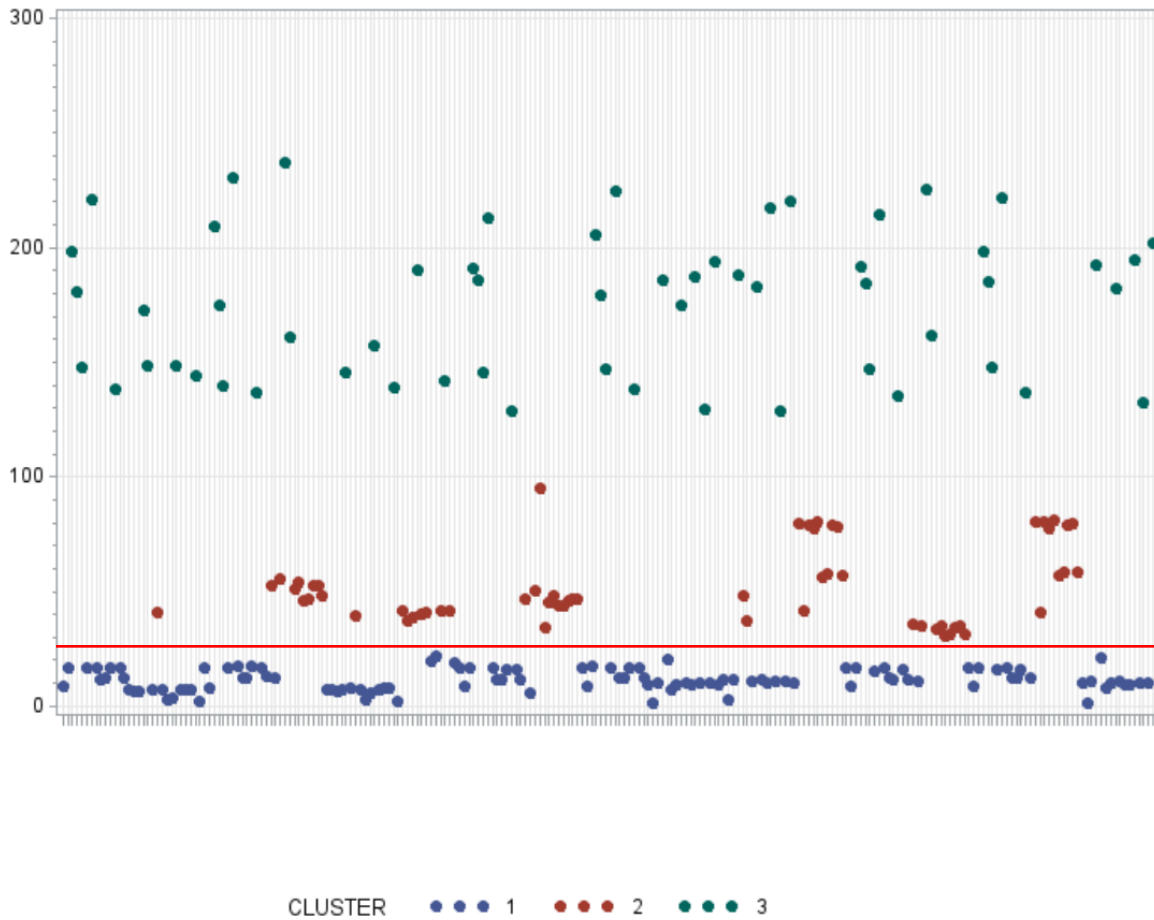
Stejný postup jsme zvolili také pro testování agonistického chování dvojic jelenů. Touto metodou jsme rozdělili mládeneckou skupinu na dyády označené jako „Přátele“ (méně než 9 interakcí za celou dobu pozorování) a na „Konkurenty“ (9 a více interakcí za dobu sledování). Charakter vztahu je vždy směřován od fokálního jedince.

Průměrná interindividuální vzdálenost (m)



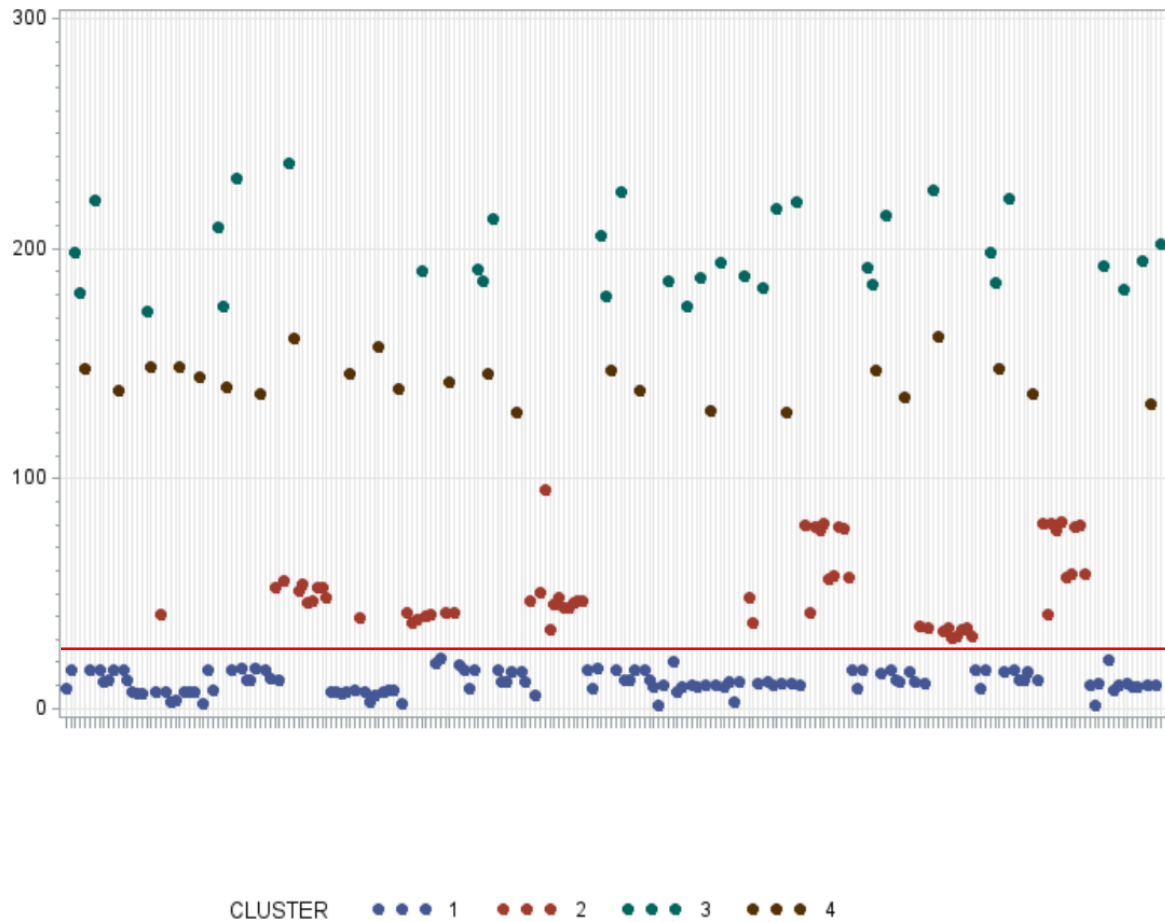
Obr. 6) Rozdělení mládenecké skupiny na 2 klastry. Osa Y zobrazuje jednotlivé dyády jelenů. Jelikož je jich ale velké množství a překrývaly by se, nejsou uvedeny konkrétně. Červená linie odděluje skupinu "Nejbližších společníků", tedy dvojic jelenů držících mezi sebou navzájem průměrnou vzdálenost do 22 m. Body nad linií jsou označovány jako "Mimoskupinová"

Průměrná interindividuální vzdálenost (m)



Obr. 7) Rozdělení mládenecké skupiny na 3 klastry. Osa Y zobrazuje jednotlivé dyády jelenů. Jelikož je jich ale velké množství a překrývaly by se, nejsou uvedeny konkrétně. Červená linie odděluje skupinu "Nejbližších společníků" (body pod linií) a "Mimoskupinových (body nad linií).

Průměrná interindividuální vzdálenost (m)



Obr. 8) Rozdělení mládenecké skupiny na 4 klastry. Osa Y zobrazuje jednotlivé dyády jelenů. Jelikož je jich ale velké množství a překrývaly by se, nejsou uvedeny konkrétně. Červená linie odděluje skupinu "Nejbližších společníků" (body pod linií) a "Mimoskupinových (body nad linií).

#### 4.3.2 GLMM interindividuálních vzdáleností a agonistických interakcí

V prvním modelu byl závislou proměnnou počet agonistických interakcí za sezonu. Z testovaných pevných efektů byly signifikantní pouze dva, průměrná vzdálenost mezi jeleny uvnitř podskupiny nejbližších společníků nestovaná do kategorie “Přítel”/”Konkurent” (Obr. 9) Graf závislosti predikovaného počtu interakcí na průměrné interindividuální vzdálenosti (m).,  $F_{2,66.8}=86.16$ ,  $P<0.0001$ ) a skóre (Obr. 10,  $F_{1,66.5}=4.28$ ,  $P<0.05$ ). U Konkurentů se počet interakcí zvyšoval se zvětšující se vzdáleností mezi jedinci ( $t=7.88$ ,  $P<0.0001$ ), zatímco u Přátel nebyla závislost signifikantní ( $t=0.14$ , NS). Počet interakcí se zvyšoval s vyšší hodnotou skóre, to znamená s vyšší úspěšností v agonistických střetnutích (

Tabulka 2.).

Type 3 Tests of Fixed Effects				
Effect	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
<b>průměrná interindiv. vzdálenost nestovaná v kategorii "Konkurent"</b>	2	66.8	86.16	<.0001
<b>skóre</b>	1	66.5	4.28	0.0425

Tabulka 2. Výsledky GLMM pevných efektů pro počet agonistických interakcí za sezonu, jako závisle proměnou.

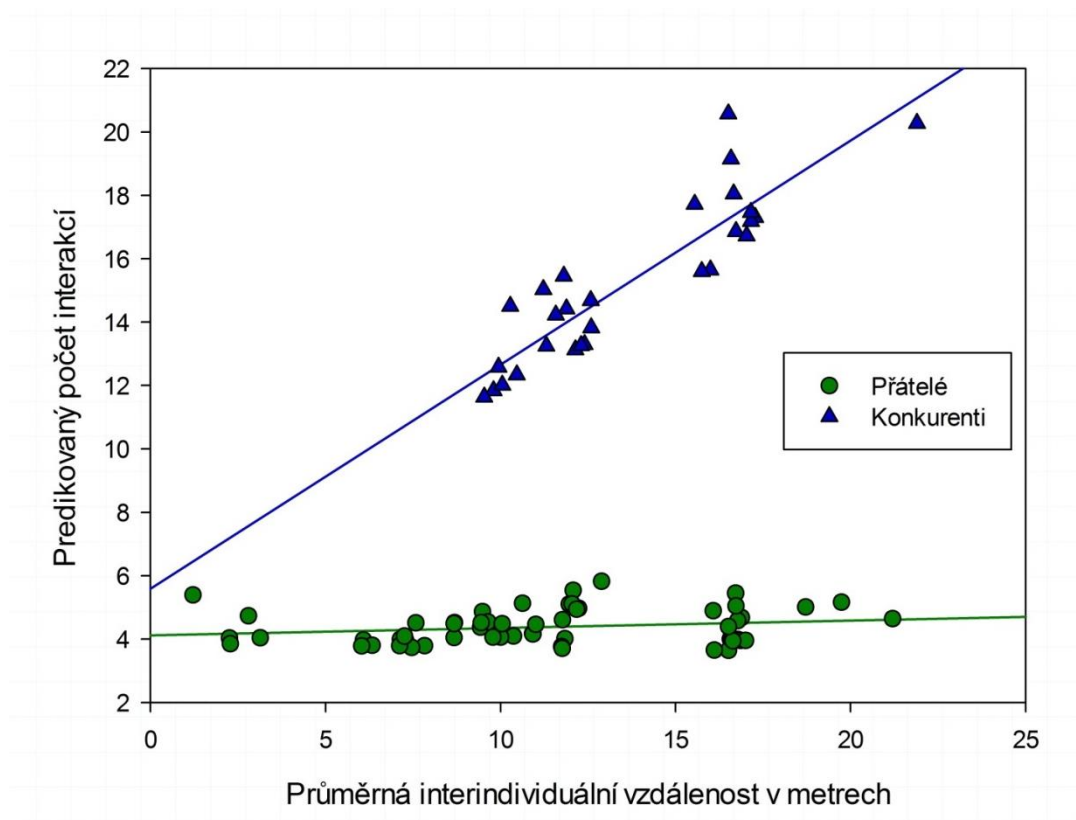


Protože byl počet interakcí závislý na průměrné vzdálenosti mezi jedinci, chtěli jsme zjistit, na čem byla závislá průměrná vzdálenost, kterou jsme zařadili jako závisle proměnnou do druhého GLMM. Vzdálenost byla závislá ze všech testovaných pevných efektů pouze na věku, kdy se se stoupajícím věkem zvyšovala i interindividuální vzdálenost v rámci těsného uskupení, kdy měli starší jedinci tendenci být co nejdále od ostatních v rámci skupiny ( $F_{1,7.37}=8.10$ ,  $P=0.023$ ,

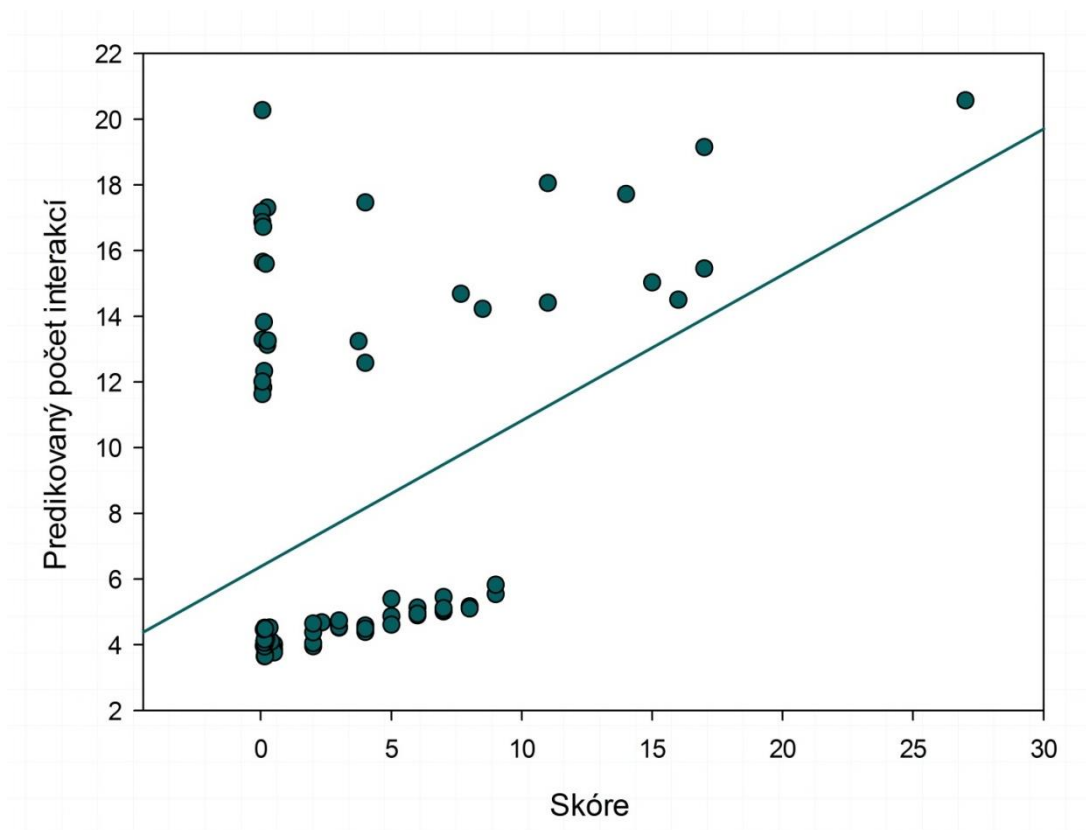
Tabulka 3.).

Type 3 Tests of Fixed Effects				
Effect	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
celkový počet interakcí	1	35.2	0.26	0.6131
"Přítel"	1	33.7	0.03	0.8641
věk	1	7.37	8.10	0.0235

Tabulka 3. Výsledky GLMM pevných efektů pro průměrnou interindividuální vzdálenost, jako závisle proměnnou.



Obr. 9) Graf závislosti predikovaného počtu interakcí na průměrné interindividuální vzdálenosti (m).



Obr. 10) Graf závislosti predikovaného počtu interakcí na dominantním skóre.

## 4.4 Testování hormonálních koncentrací

### 4.4.1 GLMM koncentrací testosteronu a kortizolu

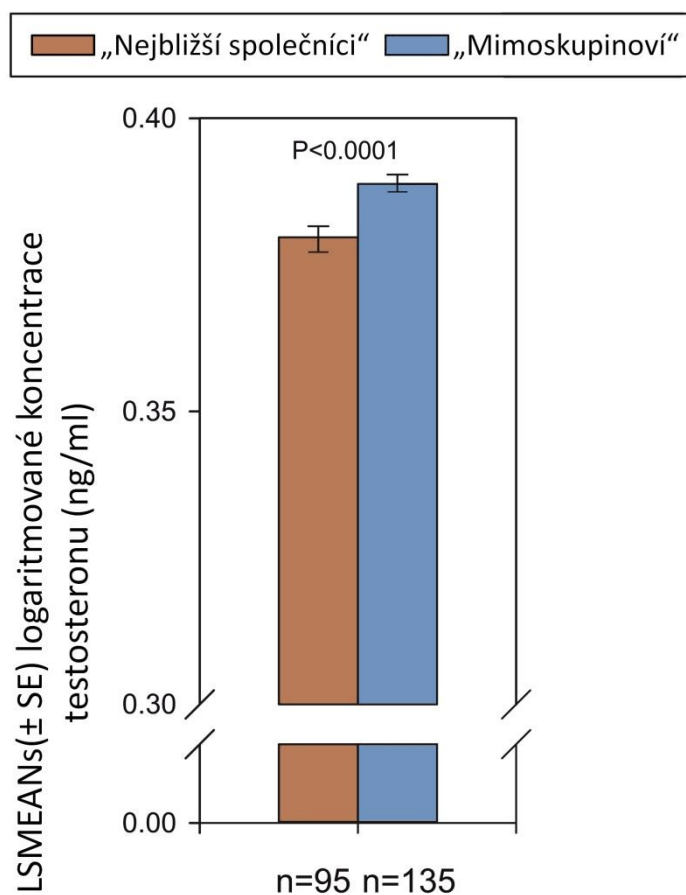
V prvním modelu, kdy byla jako závisle proměnou testována logaritmovaná koncentrace testosteronu, se jako signifikantní prokázaly čtyři testované efekty: uskupení, procentuální zastoupení přátel nestované v kategorii uskupení, hmotnost na konci pozorování nestovaná v kategorii uskupení a koncentrace kortizolu nestovaná v kategorii uskupení (

Tabulka 4). Uvedené kategorie „Nejbližších společníků“ a „Mimoskupinových“ se průkazně lišily v koncentracích testosteronu (**Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**).

Type 3 Tests of Fixed Effects				
Effect	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
uskupení	1	230	18.52	<.0001
procento "Přátel" (uskupení)	2	230	14.9	<.0001
hmotnost (uskupení)	2	230	17.66	<.0001
kortizol (uskupení)	2	230	36.05	<.0001

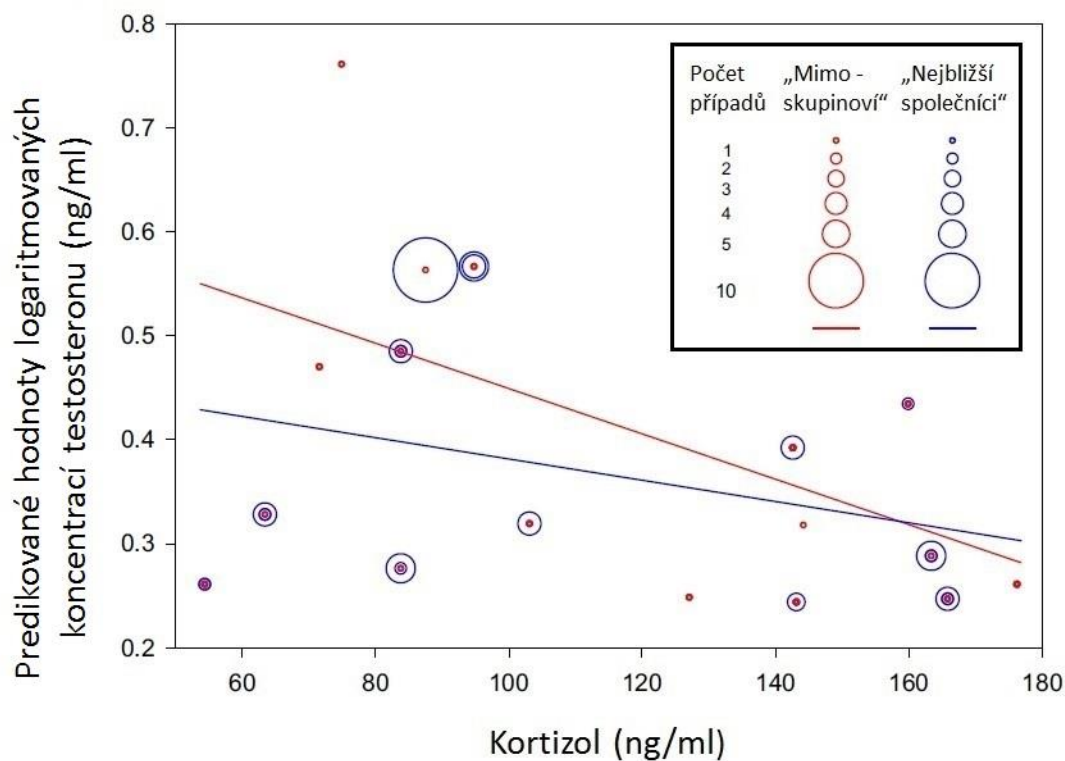
Tabulka 4. Výsledky GLMM pevných efektů pro testosteron jako závisle proměnou

Při porovnání koncentrací testosteronu pro jednotlivé kategorie uskupení, tedy pro „Nejbližší společníky“ a „Mimoskupinové“ byl prokázán statisticky významný rozdíl (**Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**).



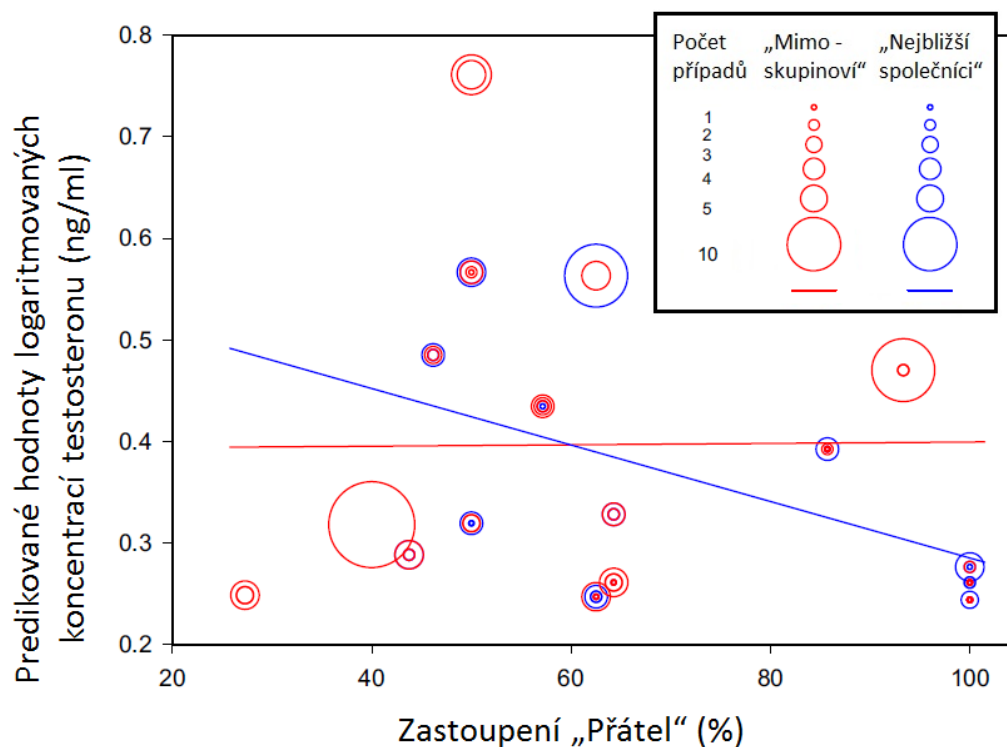
Obr. 11) LSMEANS logaritmovaných koncentrací testosteronu pro kategorie "Nejbližší společníci" a "Mimoskupinové"

Koncentrace testosteronu se snižovaly spolu se vzrůstajícími koncentracemi kortizolu (Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.). U kategorie „Mimoskupinová“ se koncentrace testosteronu snižovaly výrazněji než u „Nejbližších společníků“.



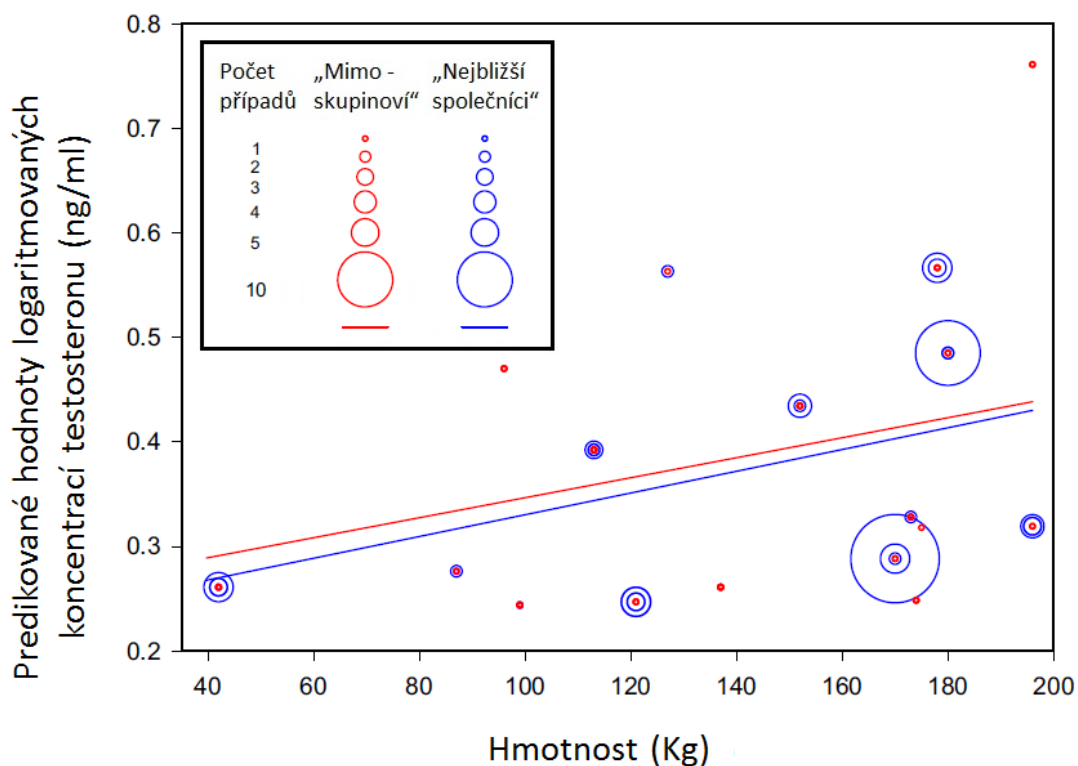
Obr. 12) Graf závislosti log. koncentrací testosteronu na koncentracích kortizolu u popsáných kategorií uskupení.

Závislost mezi logaritmovanými koncentracemi testosteronu a procentuálním zastoupením „Přátel“ v kategoriích uskupení je uvedena na následujícím grafu (**Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**). Predikované hodnoty logaritmovaných koncentrací testosteronu se u kategorie „Nejbližších společníků“ snižovaly s rostoucím zastoupením „Přátel“, zatímco u kategorie „Mimoskupinových“ se žádný trend neprojevil.



Obr. 13) Graf závislosti predikovaných hodnot, logaritmovaných koncentrací testosteronu na zastoupení "Přátel" v uvedených kategoriích ("Mimoskupinová" a "Nejbližší společníci")

Logaritmované koncentrace testosteronu dále závisely na hmotnosti jedince na konci pozorování (**Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**), se souhlasným trendem u obou kategorií. Se stoupající hmotností stoupaly koncentrace testosteronu. U „Mimoskupinových“ byly ale koncentrace testosteronu vyšší než u „Nejbližších společníků“.



Obr. 14) Graf závislosti predikovaných hodnot logaritmovaných koncentrací testosteronu na hmotnosti sledovaných jelenů na konci pozorování v uvedených kategoriích („Mimoskupinovi“ a „Nejbližší společníci“).



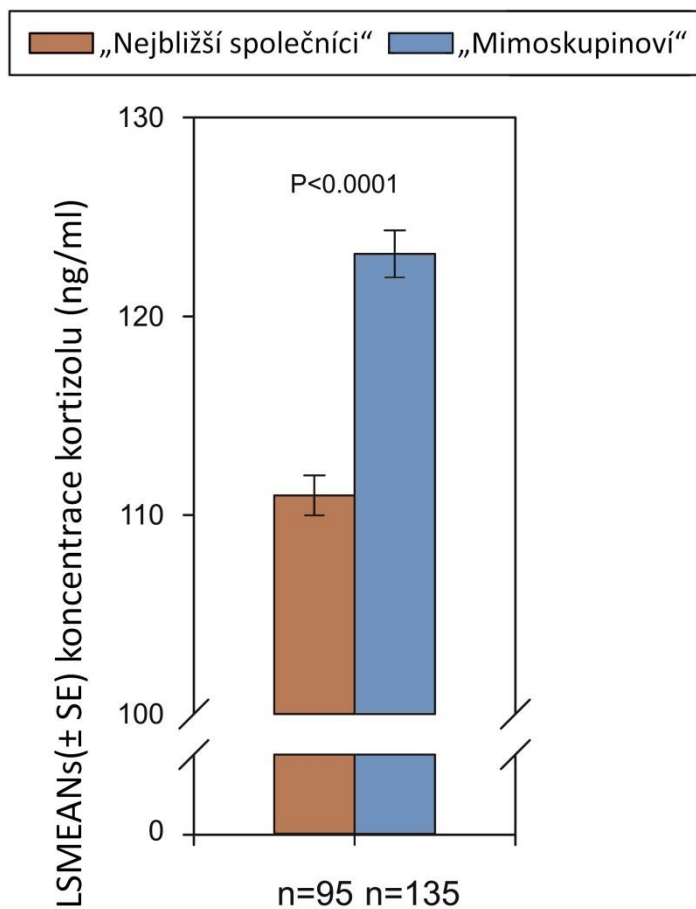
V druhém GLMM, kdy byl závisle proměnou stanoven kortizol, se jako statisticky signifikantní ukázaly čtyři pevné efekty: uskupení, procentuální zastoupení přátel nestované v uskupení, koncentrace testosteronu nestovaná v uskupení a celkový počet agonistických interakcí se všemi ostatními jeleny v uskupení (

Tabulka 5).

Type 3 Tests of Fixed Effects				
Effect	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
<b>uskupení</b>	1	230	66.52	<.0001
<b>zast. "Přátel"(uskupení)</b>	2	230	151.98	<.0001
<b>testosteron (uskupení)</b>	2	230	4511.32	<.0001
<b>celk. poč. interakcí (uskupení)</b>	2	230	190.75	<.0001

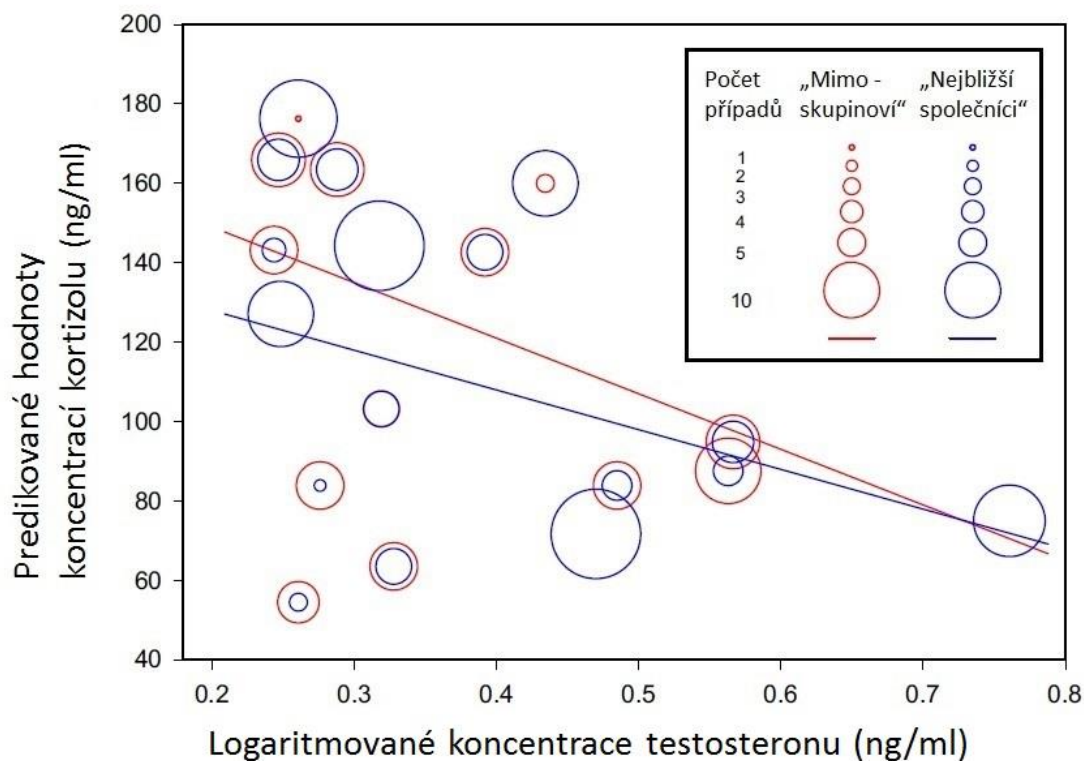
Tabulka 5. Výsledky GLMM pevných efektů pro kortizol jako závislou proměnou.

Jednotlivé kategorie uskupení se signifikantně odlišovaly i v koncentracích kortizolu. Pro „Mimoskupinové” jeleny byly koncentrace kortizolu výrazně vyšší, než pro jeleny v kategorii „Nejbližších společníků” (Obr. 15).



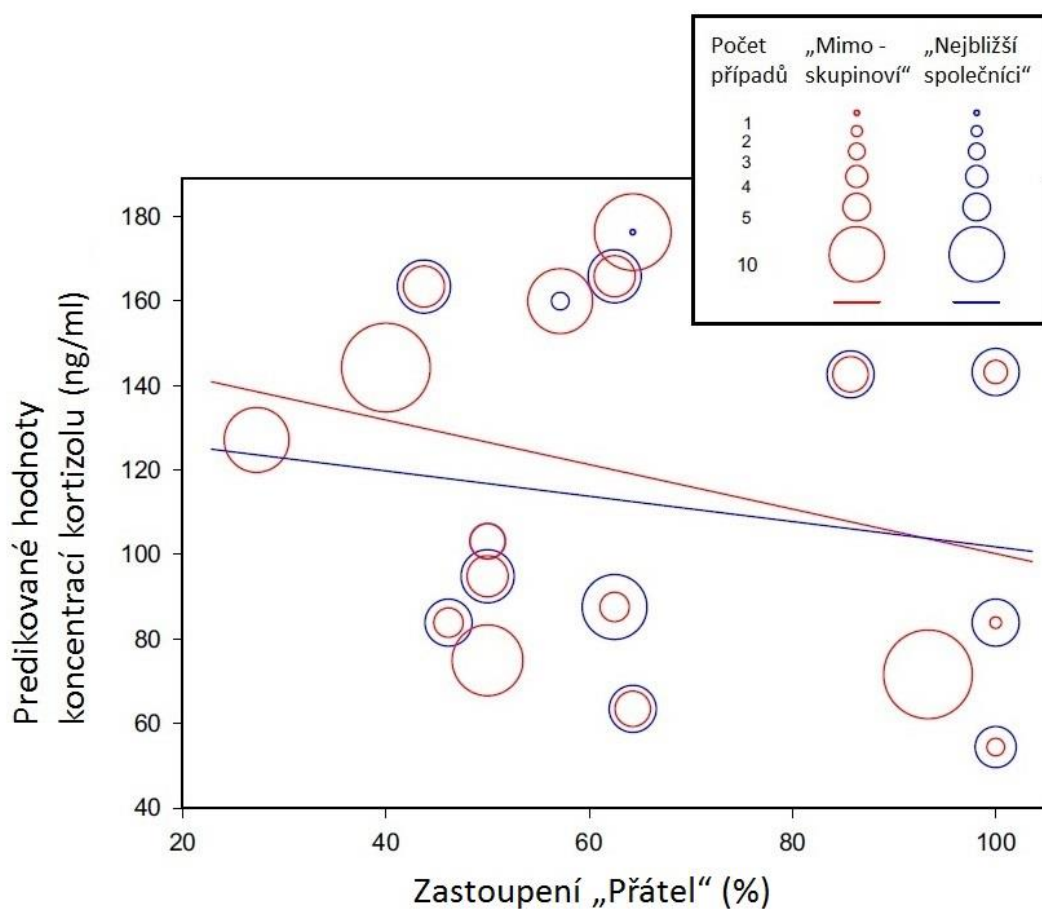
Obr. 15) LSMEANS koncentrace kortizolu pro kategorie "Nejbližší společníci" a "Mimoskupinová"

Obdobně jako v předešlém modelu, testovali jsme také závislost predikovaných hodnot koncentrací kortizolu na logaritmovaných koncentracích testosteronu (**Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.**). Predikované hodnoty koncentrací kortizolu se obecně snižovaly se zvyšující se hodnotou logaritmovaných koncentrací testosteronu. Tento trend byl z obou kategorií statisticky výraznější pro „Mimoskupinové“ dvojice jelenů.



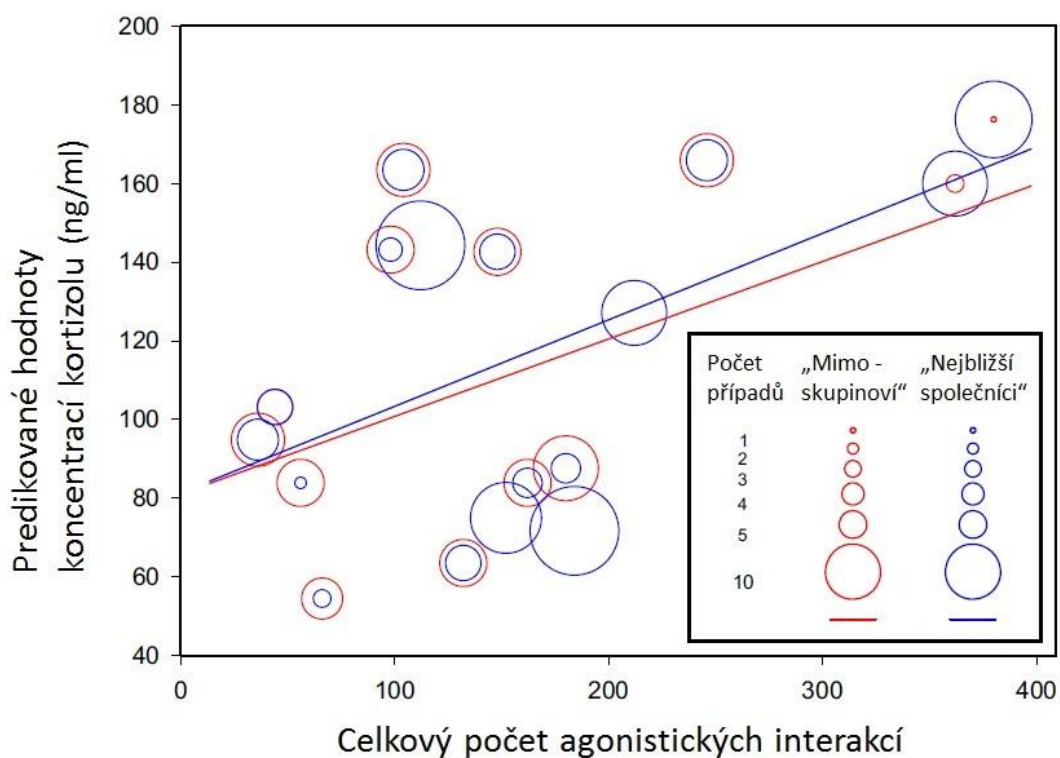
Obr. 16) Graf závislosti predikovaných hodnot koncentrací kortizolu na logaritmovaných koncentracích testosteronu pro kategorie "Nejbližší společníci" a "Mimoskupinovi"

Dalším pevným efektem, který se prokázal jako signifikantní, bylo procento přátel. Závislost predikovaných hodnot koncentrací kortizolu na zastoupení přátel zobrazuje graf **Chyba! Nenalezen zdroj odkazů..** Predikované hodnoty koncentrací kortizolu se snižovaly se vzrůstajícím procentuálním zastoupením „Přátel“ jak pro kategorii „Mimoskupinová“ tak také pro „Nejbližší společníci“. Pokles závislosti byl statisticky významnější u „Mimoskupinových“ dyád.



Obr. 17) Graf závislosti predikovaných hodnot koncentrací kortizolu na zastoupení "Přátel" v uvedených kategoriích ("Mimoskupinová" a "Nejbližší společníci")

Posledním signifikantním pevným efektem v modelu byl celkový počet agonistických interakcí. Predikované hodnoty koncentrací kortizolu stoupaly s rostoucím celkovým počtem agonistických interakcí jak pro jeleny „Mimoskupinové“, tak také pro „Nejbližší společníky“. (Obr. 18).



Obr. 18) Graf závislosti predikovaných hodnot koncentrací kortizolu na celkovém počtu agonistických interakcí pro uvedené kategorie („Mimoskupinové“ a „Nejbližší společníky“)

## 5. Diskuse

Výsledky našeho experimentu odhalily v souladu s predikcí přítomnost podskupin v mládenecké skupině jelena evropského. Podskupina „Nejbližší společníci“ která byla složena z více než poloviny jedinců studované skupiny, se vyznačovala přítomností jelenů udržujících mezi sebou výrazně menší vzdálenosti než zbytek mládenecké skupiny („Mimoskupinová“).

Na celé mládenecké skupině jsme dále potvrdili náš druhý předpoklad, že se jeleni navzájem liší v počtu pozorovaných interakcí podle vzájemného vztahu v rámci dvojice. Jak „Přátelé“, tak „Konkurenti“ se vyskytovali i v rámci skupiny jelenů, kteří udržovali navzájem jen malé vzdálenosti. „Přátelé“ (s nízkým počtem vzájemných interakcí) se spolu pohybovali pokojně a na jejich vzájemné málokdy se vyskytující agonistické interakce nemělo vliv, jak daleko se od sebe v rámci podskupiny pohybovali. V průměru „Přátelé“ i „Konkurenti“ mezi sebou navzájem udržovali přibližně stejné vzdálenosti. „Konkurenti“ se však snažili mezi sebou vyhýbat. Pokud se k sobě dostali, hned se napadali. Obecně více interakcí dosahovali jedinci, kteří byli ve střetnutích úspěšnější. Na druhé straně interindividuální vzdálenosti byly ovlivňovány pouze věkem, kdy platilo obecné logické pravidlo, že čím starší jelen, tím měl větší tendenci k nesnášenlivosti. To s ohledem na věkovou strukturu skupiny zkoumaných jelenů patrně odráží skutečnost, že agresivita souvisela s věkem.

Mezi jednotlivými kategoriemi uskupení („Nejbližší společníci“ a „Mimoskupinová“) byl statisticky prokazatelný rozdíl v koncentracích testosteronu i kortizolu. „Mimoskupinová“ dosahovali oproti „Nejbližším společníkům“ vyšších hodnot jak testosteronu tak také kortizolu, avšak u testosteronu byl rozdíl minimální.

Ukázalo se, že důležitější než dominance bylo, v jaké společnosti ostatních jelenů se jeleni vyskytovali a jaké mezi nimi byly vzájemné vztahy. Pokud se jeleni dlouhodobě pohybovali ve více méně uzavřené společnosti kompaktní skupiny, v níž byly interindividuální vzdálenosti menší než 22 m („Nejbližší společníci“), lze předpokládat, že mezi nimi byly stabilizovanější sociální vztahy, nežli mezi jeleny, kteří se dostali do kontaktu méně často („Mimoskupinová“). Pro tento závěr svědčí skutečnost, že se stoupajícím počtem přátel klesaly koncentrace testosteronu u dyád „Nejbližších společníků“, zatímco v rámci „Mimoskupinových“ dyád žádný trend zaznamenán nebyl.

Naše studie na jedné straně prokázala úzkou negativní závislost mezi koncentracemi testosteronu a kortizolu, avšak nedala a ani nemohla dát odpověď na to, který hormon primárně ovlivňoval ten druhý a který byl ovlivňován. V souladu s obecnou naší představou odvozenou z literatury jiných týmů i našich předchozích výsledků (review v Bartoš et al. 2010) se zdá, že by zvýšené hladiny kortizolu spíše potlačovaly koncentrace testosteronu a nikoliv naopak. Pro takovou interpretaci svědčí skutečnost, že byly koncentrace testosteronu závislé na koncentracích kortizolu a jen částečně na tom, s kým se jelen stýkal. Stabilita vztahu, tedy jestli se jeleni stýkali spíše s „Přáteli“ nebo s „Konkurenty“, zásadně modifikovala kortizolové koncentrace tak, že s větším procentem „Přátel“ v okolí klesaly v obou typech uskupení u jelenů koncentrace tohoto hormonu. Na druhé straně a na rozdíl od testosteronu byly koncentrace kortizolu navíc závislé na frekvenci agonistických interakcí (se stoupajícím počtem agonistických interakcí stoupaly koncentrace kortizolu, nikoliv testosteronu). Pozitivní závislost koncentrace testosteronu na tělesné hmotnosti zřejmě reflektuje obecnou zkušenost, že s dosahováním somatické dospělosti stoupají i koncentrace tohoto hormonu. To je ve všeobecné shodě s dřívějšími poznatky (Bartoš et al. 2010), kdy testosteron závisel též na tělesné hmotnosti jedince, a sice s rostoucí hmotností se i zvyšovala jeho koncentrace. (Proto bylo také důležité, že byl tento faktor zahrnut do GLMM, protože vliv somatické dospělosti na další faktory tak byl statisticky eliminován.)

Jelikož z analýzy vzájemného vztahu víme, že průměrná interindividuální vzdálenost závisela na věku, tedy čím starší jelen, tím udržoval větší vzdálenost, shoduje se to i se zastoupením starších, často agresivnějších jelenů v této části mládenecké skupiny. Poněvadž je naše mládenecká skupina držena v prostorově omezených podmínkách, zůstává nezodpovězenou otázkou, který z jedinců v experimentu by bez omezení v mládenecké skupině setrval. Domníváme se, že zejména starší jedinci by skupinu opustili, následující tak uspořádání volně žijících populací, kdy starší jeleni jsou často samotáři (Clutton-Brock et al. 1982, Bartoš 1990).

Naše zjištění přináší doposud nepublikovanou informaci o dynamice na nižší úrovni, než celé mládenecké skupině, tedy tam, kde většina studií končí. Ojedinělost našeho výsledku má obecnější platnost nad rámec jelena evropského. Pokud je nám známo, obdobné tvrzení

věda neeviduje nejen u jelenů, ale u převážné části druhů tvořících mládenecké skupiny. Studie se až dosud zabývají dynamikou samčích vztahů převážně jen u primátů (Sapolsky & Ray 1989, Sapolsky & Share 1994, Sapolsky 1996, Virgin & Sapolsky 1997, Mitani 2009).

Mládenecká skupina jelenů testovaná v pokusu je dlouhodobě stabilní a všichni jedinci se zde znají. Z porovnání večerního a ranního pozorování (s doplňkovým krmením a bez něj) je zcela zřejmé, že bez stimulu ve formě suplementárního krmiva jsou agonistické interakce velice málo časté a tudíž pro pozorovatele těžko zaznamenatelné. Sběr dat pro takovýto experiment by byl proto bez doplňkového krmiva v daném časovém rozvrhu nerealizovatelný.

Naše výsledky poukazující na existenci podskupin v mládeneckých skupinách, a to jak z hlediska vzájemného vztahu („Přátelé“, „Konkurenti“), tak i kategorií uskupení lišící se interindividuálními vzdálenostmi („Nejbližší společníci“ a „Mimoskupinovní“), jsou doposud pro behaviorální ekologii neznámé. Hormonální analýza našich dat ilustruje signifikantní rozdíl mezi jednotlivými kategoriemi uskupení. Jeleni spadající do kategorie „Mimoskupinovní“ měli vyšší hodnoty jak testosteronu, tak kortizolu. Důležitým zjištěním je závislost kortizolu na vzrůstajícím počtu agonistických interakcí a dále závislost na procentuálním zastoupení přátel. Celkově naše výsledky potvrzují zvýšené hladiny kortizolu pro stresované jedince (ať už z jakéhokoli důvodu), jak uvádí celá řada dřívějších experimentů (Bartoš et al. 2010). Výsledky také poukazují na zmíněnou pozitivní závislost testosteronu na hmotnosti (Malo et al. 2009).

Tato studie zatím neřešila, jak se změny v koncentracích studovaných hormonů projeví na vývoji paroží. Pokud bychom brali v potaz dříve představenou regulaci (Bartoš et al. 2010) inhibičního účinku kortizolu na testosteron i přes výše uvedené nejasné výsledky toho, který hormon ovlivňuje ten druhý, mohli bychom se domnívat, že méně vyvinuté paroží bude častější u „Mimoskupinových“, kteří dosahovali výrazně vyšších hodnot kortizolu. „Mimoskupinovní“ oproti „Nejbližším společníkům“ dosahovali i vyšších hodnot testosteronu, ale rozdíl byl zde méně výrazný než u předchozího hormonu. Testosteron, jak bylo uvedeno, se navíc u této podskupiny neměnil s rostoucím zastoupením přátel. Nicméně posouzení vývoje parožní hmoty v závislosti na detailním uspořádání mládenecké skupiny bude



předmětem pokračování našeho projektu, kdy bude vhodné využít charakteristiky samotného paroží.

Následující experimenty by se mohly ubírat směrem popisu dynamických změn v průběhu sezóny. Námi podávaná informace se vztahuje k celému sledovanému období. Nicméně podrobnější sběr dat by mohl být důležitý pro popis sezónních změn v mládenecké skupině a poskytovat tak ucelenou informaci. Jak bylo představeno v literárním přehledu, testosteron podléhá sezónnímu cyklu a bylo by bezesporu zajímavé sledovat hormonální hladiny v souvislosti s dynamikou mládenecké skupiny a na nižší úrovni jejích popsanych podskupin.

## 6. Závěr

Výsledky představeného experimentu potvrzují naše předpoklady o důležitosti poznání detailnější struktury vzájemných vztahů než jen v předchozích studiích uváděné mládenecké skupině. Námi studovaná mládenecká skupina se dále rozpadala na podskupiny a to dle dvou rovin dělení. Nejprve byli jeleni rozděleni podle interindividuální vzdálenosti, kterou mezi sebou navzájem udržovali, na „Nejbližší společníky“ a „Mimoskupinové“. Hranicí zde byla vzdálenost 22 m. Druhý přístup v dělení skupiny mláďenců byl založen na počtu agonistických interakcí v dyadickém vztahu. Ti, kteří dosáhli 9 a více interakcí byli klasifikováni jako „Konkurenti“, na rozdíl od „Přátel“ dosáhnuvších maximálně 8 interakcí.

Počet agonistických interakcí závisel na průměrné vzdálenosti mezi jedinci ve vzájemném vztahu. „Konkurenti“ i v rámci skupiny „Nejbližších společníků“ zvyšovali vzdálenost se zvyšujícím se počtem interakcí, zatímco pro „Přátele“ se taková závislost neprojevila. Zároveň ti, kteří měli vyšší počet interakcí, byli ve střetnutích úspěšnější. Interindividuální vzdálenost byla závislá jen na věku zúčastněných zvířat.

Analýzou kortizolu a testosteronu jsme zjistili, že se „Nejbližší společníci“ a „Mimoskupinové“ vzájemně lišili v koncentracích uvedených hormonů. Koncentrace jak testosteronu, tak také kortizolu byly vyšší pro „Mimoskupinové“, u kortizolu zásadně. Testosteron byl pozitivně závislý na hmotnosti jedince a kortizol se zvyšoval se zvyšujícím se počtem agonistických interakcí. Se zvětšujícím se zastoupením „Přátel“ v interakcích se snižovaly koncentrace obou hormonů pro „Nejbližší společníky“, nicméně pro „Mimoskupinové“ byl takový trend patrný jen u kortizolu.

Získané výsledky odlišují v hormonálních koncentracích dříve stanovené podskupiny. Podskupina „Mimoskupinových“ jelenů prokázala vyšší koncentrace hormonů, než „Nejbližší společníci“, což napovídá výraznější endokrinní odpovědi právě v této méně sociálně stabilní části mládenecké skupiny. Pokračování projektu by mělo zodpovědět otázku vývoje paroží v závislosti na popsané struktuře skupiny jelenů.

Byť uvedené výsledky odhalují dynamiku na nižší úrovni mládenecké skupiny, vypovídají jen za celou sledovanou sezónu. Následující práce by se mohla zabývat detailnějším sběrem dat, který by sliboval odhalit sezónní změny v mládenecké skupině a vliv v práci zmiňovaného anuálního cyklu testosteronu.

## 7. Použitá literatura

Sekundární citace jsou značeny \*

- Anděra, M. a Horáček I. *Poznáváme naše savce*. 2., přeprac. vyd. Ilustrace Jan Hošek. Praha: Sobotáles, 2005, 327 s. ISBN 80-868-1708-3.
- Barrell, G.K. et al., 2009. Effects of a synthetic gonadotrophin-releasing hormone agonist, leuprolide, on rut-associated events in male red deer. *Animal Production Science*, 49(12), pp.1120–1124.
- Bartoš, L. et al., 2000. Cyproterone acetate reduced antler growth in surgically castrated fallow deer. *The Journal of endocrinology*, 164(1), pp.87–95.
- Bartoš, L., 1986a. Dominance and aggression in various sized groups of red deer stags. *Aggressive Behavior*, 12, pp.175–182.
- Bartoš, L., 1986b. Relationships between behaviour and antler cycle timing in red deer. *Ethology*, 71, pp.305–314.
- Bartoš, L., 1990. *Horns, pronghorns, and antlers: evolution, morphology, physiology, and social significance* G. Bubenik & B. Bubenik, eds., Springer-Verlag New York, Inc.
- Bartoš, L. et al., 1998. Rank dependent seasonal levels of IGF-1, cortisol and reproductive hormones in male pudu (*Pudu puda*). *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 120(2), pp.373–8.
- Bartoš, L. et al., 2010. Relationship between rank and plasma testosterone and cortisol in red deer males (*Cervus elaphus*). *Physiology & behavior*, 101(5), pp.628–634.
- Bartoš, L., 1982. Reproductive and social aspects of the behaviour of “white”red deer. *Säugetierkundliche Mitteilungen*, pp.89–117.
- Bartoš, L., 1985. Social activity and the antler cycle in red deer stags. *Biology of deer production. R. Soc. NZ Bull*, 22, pp.269–272.
- Bartoš, L., 1980. The date of antler casting, age and social hierarchy relationships in the red deer stag. *Behavioural Processes*, 5, pp.293–301.
- Bartoš, L., Bahbouh, R. & Vach, M., 2007. Repeatability of size and fluctuating asymmetry of antler characteristics in red deer (*Cervus elaphus*) during ontogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, pp.215–226.

- Bartoš, L. & Bubenik, G., 2011. Relationships between rank-related behaviour, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspects. *Animal Production Science*, 51, pp.303–310.
- Bartoš, L., Bubenik, G. & Kužmová, E., 2012. Endocrine relationships between rank-related behavior and antler growth in deer. *Frontiers in Bioscience*, 207(8), pp.1111–1126.
- Bartoš, L. & Hyánek, J., 1982a. Social position in the red deer stag II. The relationship with developed antlers. *Antler development in Cervidae*, pp.463–466.
- Bartoš, L. & Hyánek, J., 1982b. Social position in the red deer stag. I. The effect on developing antlers. *Antler development in Cervidae*, pp.451–461.
- Bartoš, L. & Losos, S., 1997. Response of antler growth to changing rank of fallow deer buck during the velvet period. *Canadian journal of zoology*, 75, pp.1934–1939.
- Bartoš, L., Miller, K. & Osborn, D., 2004. Relationship between dominance and antler cycle in white-tailed deer *Odocoileus virginianus*. *Acta theriologica*, 49(4), pp.517–525.
- Bartoš, L. & Perner, V., 1985. Integrity of a red deer stag group during the velvet period, association of individuals and timing of antler cleaning. *Behaviour*, pp.314–323.
- Bartoš, L., Perner, V. & Losos, S., 1988. Red deer stags rank position, body weight and antler growth. *Acta Theriologica*, 33(14), pp.209–217.
- Bartoš, L., Perner, V. & Procházka, B., 1987. On relationship between social rank during the velvet period and antler parameters in a growing red deer stag. *Acta Theriologica*, 32(24), pp.403–412.
- Bartoš, L., Schams, D. & Bubenik, G. a, 2009. Testosterone, but not IGF-1, LH, prolactin or cortisol, may serve as antler-stimulating hormone in red deer stags (*Cervus elaphus*). *Bone*, 44(4), pp.691–8.
- Bartoš, L. & Žirovnický, J., 1981. Hybridization between red and sika deer I. *Zoologischer Anzeiger*, pp.260–270.
- Baxter, B.J., Andrews, R.N. & Barrell, G.K., 1999. Bone turnover associated with antler growth in red deer (*Cervus elaphus*). *The Anatomical record*, 256(1), pp.14–9.
- Bubenik, G. a et al., 1998. Seasonal levels of metabolic hormones and substrates in male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comparative biochemistry and physiology. Part C, Pharmacology, toxicology & endocrinology*, 120(2), pp.307–15.

- Bubenik, G., White, R. & Bartoš, L., 2000. Antler growth in male and female reindeer and its relationship to seasonal blood levels of alkaline phosphatase. *Folia Zoologica*, 49(3), pp.161–166.
- Carranza, J., Fernandez-Llario, P. & Gomendio, M., 1996. Correlates of territoriality in rutting red deer. *Ethology*, 4305(102), pp.793–805.
- Cegielski, M. et al., 2009. Histological studies of growing and mature antlers of red deer stags (Cervus elaphus). *Anatomia, histologia, embryologia*, 38(3), pp.184–8.
- Clutton-Brock, T a S Albon. *Red deer in the Highlands*. Boston: BSP Professional Books, 1989, vii, 260 p. ISBN 06-320-2244-2.
- Clutton-Brock, T, F Guinness a S Albon. *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. Chicago: University of Chicago Press, c1982, xxii, 378 p. ISBN 02-261-1057-5.
- \*Clutton-Brock, T. Ranks and relationships in Highland ponies and Highland Cows. *Zeitschrift für Tierpsychologie*[online]. 1976, vol. 41, issue 2, s. 202-16. In Barrell, G.K. et al., 2009. Effects of a synthetic gonadotrophin-releasing hormone agonist, leuprolide, on rut-associated events in male red deer. *Animal Production Science*, 49(12), pp.1120–1124.
- Clutton-Brock, T. et al., 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (Cervus elaphus L.). *Animal Behaviour*, 27, pp.211–225.
- Coulombe, M.-L., Massé, A. & Côté, S.D., 2006. Quantification and accuracy of activity data measured with VHF and GPS telemetry. *Wildlife Society Bulletin*, 34(1), pp.81–92.
- Červený, J., *Myslivost: Ottova encyklopedie*. 2., upr. vyd. Praha: Ottovo nakladatelství, 2010, 591 s. ISBN 978-80-7360-895-8.
- de Vos A, Brokx P, and Geist V. “A Review of Social Behavior of the North American Cervids During the Reproductive Period.” *American Midland Naturalist*, 1967.
- Ditchkoff, S.S., Spicer, L.J., et al., 2001. Concentrations of insulin-like growth factor-I in adult male white-tailed deer (Odocoileus virginianus): associations with serum testosterone, morphometrics and age during and after the breeding season. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 129(4), pp.887–95.
- Ditchkoff, S.S., Lochmiller, R.L., et al., 2001. Major-histocompatibility-complex-associated variation in secondary sexual traits of white-tailed deer (Odocoileus virginianus):

- evidence for good-genes advertisement. *Evolution; international journal of organic evolution*, 55(3), pp.616–25.
- Folstad, I., & Karter A., Parasites, Bright Males, and the Immunocompetence Handicap. *The American Naturalist*. 1992, vol. 139, issue 3, s. 603-622
- Gaspar-López, E. et al., 2010. Biometrics, testosterone, cortisol and antler growth cycle in Iberian red deer stags (*Cervus elaphus hispanicus*). *Reproduction in domestic animals = Zuchthygiene*, 45(2), pp.243–9.
- Gerard, J., Bideau, E. & Maublanc, M., 2002. Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent? *The Biological Bulletin*, (June), pp.275–282.
- Gilbert, C., Ropiquet, A. & Hassanin, A., 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography. *Molecular phylogenetics and evolution*, 40(1), pp.101–17.
- Gómez, J.A. et al., 2006. Effect of advancing births on testosterone until 2.5 years of age and puberty in Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). *Animal reproduction science*, 96(1-2), pp.79–88.
- Gomez, S. et al., 2013. Labeling studies on cortical bone formation in the antlers of red deer (*Cervus elaphus*). *Bone*, 52(1), pp.506–15.
- \* Goss RJ, 1983: Deer Antlers, Regeneration, Evolution and Function. Academic Press, New York. In Gaspar-López, E., Landete-Castillejos, T., Estevez, J. a, Ceacero, F., Gallego, L., & García, a J. (2010). Biometrics, testosterone, cortisol and antler growth cycle in Iberian red deer stags (*Cervus elaphus hispanicus*). *Reproduction in Domestic Animals = Zuchthygiene*, 45(2), 243–9. doi:10.1111/j.1439-0531.2008.01271.x
- Hamilton, W.D. & Zuk, M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science (New York, N.Y.)*, 218(4570), pp.384–7.
- Hemelrijk, C. & Hildenbrandt, H., 2012. Schools of fish and flocks of birds: their shape and internal structure by self-organization. *Interface Focus*, 2(August), pp.726–737.
- Heurich, M. et al., 2012. Calibration of remotely collected acceleration data with behavioral observations of roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Acta Theriologica*, 57(3), pp.251–255.
- Hofmann, R., 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), pp.443–457.

- Kierdorf, U. & Bartos, L., 1999. Treatment of the growing pedicle with retinoic acid increased the size of the first antlers in fallow deer (*Dama dama* L.). *Comparative biochemistry and physiology. Part C, Pharmacology, toxicology & endocrinology*, 124(1), pp.7–9.
- Kierdorf, U., Li, C. & Price, J.S., 2009. Improbable appendages: Deer antler renewal as a unique case of mammalian regeneration. *Seminars in cell & developmental biology*, 20(5), pp.535–42.
- Kochanny, C.O., Delgiudice, G.D. & Fieberg, J., 2009. Comparing Global Positioning System and Very High Frequency Telemetry Home Ranges of White-Tailed Deer. *Journal of Wildlife Management*, 73(5), pp.779–787.
- \*Koubek, P. and Zima, J. 1999. *Cervus elaphus*. In: A. J. Mitchell-Jones, G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Kryštufek, P. J. H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J. B. M. Thissen, V. Vohralík and J. Zima (eds), *The Atlas of European Mammals*, pp. 388–389. Academic Press, London, UK
- Koutnik, D., 1981. Sex-related differences in the seasonality of agonistic behavior in mule deer. *Journal of Mammalogy*, 62(1), pp.1–11.
- Krojerová-Prokešová, J. et al., 2010. Feeding patterns of red deer *Cervus elaphus* along an altitudinal gradient in the Bohemian Forest: effect of habitat and season. *Wildlife Biology*, 16(2), pp.173–184.
- Kruuk, L., Slate, J. & Pemberton, J., 2002. Antler size in red deer: heritability and selection but no evolution. *The Society for the Study of Evolution*, 56(8), pp.1683–1695.
- Li, C. et al., 2003. Effects of testosterone on pedicle formation and its transformation to antler in castrated male, freemartin and normal female red deer (*Cervus elaphus*). *General and Comparative Endocrinology*, 131(1), pp.21–31.
- Li, C. & Suttie, J.M., 2001. Deer antlerogenic periosteum: a piece of postnatally retained embryonic tissue? *Anatomy and embryology*, 204(5), pp.375–88.
- Lincoln, G., 1992. Biology of antlers. *Journal of Zoology*, 226, pp.517–528.
- Lincoln, G., 1972. The role of antlers in the behaviour of red deer. *Journal of experimental zoology*, 182, pp.233–250.
- Lincoln, G., Guinness, F. & Short, R., 1972. The way in which testosterone controls the social and sexual behavior of the red deer stag ( *Cervus elaphus*). *Hormones and behavior*, 396, pp.375–396.

- Lotek Wireless Inc., 2006. Small and middle size animals GPS location system. User's manual.
- Löttker, P. et al., 2009. New Possibilities of Observing Animal Behaviour from a Distance Using Activity Sensors in Gps-Collars: An Attempt to Calibrate Remotely Collected Activity Data with Direct Behavioural Observations in Red Deer *Cervus elaphus*. *Wildlife Biology*, 15(4), pp.425–434.
- Lovari, S., Herrero, J., Conroy, J., Maran, T., Giannatos, G., Stubbe, M., Aulagnier, S., Jdeidi, T., Masseti, M., Nader, I., de Smet, K. & Cuzin, F. 2008. *Cervus elaphus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- Ludt, C.J. et al., 2004. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). *Molecular phylogenetics and evolution*, 31(3), pp.1064–83.
- Malo, A.F. et al., 2009. What does testosterone do for red deer males? *Proceedings of the royal society B: Biological Sciences*, 276(1658), pp.971–80.
- Mitani, J., 2009. Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, 77(3), pp.633–640.
- Moen, R., Pastor, J. & Cohen, Y., 1996. Interpreting behavior from activity counters in GPS collars on moose. *Alces*, 32, pp.101–108.
- Niwa, H., 1996. Newtonian dynamical approach to fish schooling. *Journal of Theoretical Biology*, 181(February), pp.47–63.
- Okubo, A., 1986. Dynamical aspects of animal grouping: swarms, schools, flocks, and herds. *Advances in biophysics*, 22, pp.1–94.
- Pitra, C. et al., 2004. Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular phylogenetics and evolution*, 33(3), pp.880–95.
- Price, J. & Allen, S., 2004. Exploring the mechanisms regulating regeneration of deer antlers. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1445), pp.809–22.
- Price, J.S. et al., 2005. Deer antlers: a zoological curiosity or the key to understanding organ regeneration in mammals? *Journal of anatomy*, 207(5), pp.603–18.



- Randal, D., Burggren, W., French K., a Eckert R.. *Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations*. Ed. 5. New York: W.H. Freeman and Co., c2002, xvii, 736, [56] p. ISBN 07-167-3863-5.
- Reyes, E. et al., 1997. Seasonal levels of cortisol, IGF-1 and triiodothyronine in adult male pudu (*Pudu pudu*). *Folia Zoologica*, 46(2), pp.109–116.
- Sadighi, M. et al., 2001. Effects of testosterone either alone or with IGF-I on growth of cells derived from the proliferation zone of regenerating antlers in vitro. *Growth hormone & IGF research: official journal of the Growth Hormone Research Society and the International IGF Research Society*, 11(4), pp.240–6.
- Sapolsky, R., 1996. Why should an aged male baboon ever transfer troops? *American Journal of Primatology*, 157(39), pp.149–157.
- Sapolsky, R. & Ray, J., 1989. Styles of dominance and their endocrine correlates among wild olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, (18), pp.1–13.
- Sapolsky, R. & Share, L., 1994. Rank-related differences in cardiovascular function among wild baboons: Role of sensitivity to glucocorticoids. *American Journal of Primatology*, (32), pp.261–275.
- Sunde, P. et al., 2009. Behavioural Responses of GPS-Collared Female Red Deer *Cervus elaphus* to Driven Hunts. *Wildlife Biology*, 15(4), pp.454–460.
- \* Suttie, J. Effect of antler removal on dominance and fighting behavior in farmed red deer stags. *Journal of zoology*. 1980, vol. 190, FEB, s. 217-224. In Barrell, G.K. et al., 2009. Effects of a synthetic gonadotrophin-releasing hormone agonist, leuprolide, on rut-associated events in male red deer. *Animal Production Science*, 49(12), pp.1120–1124.
- Suttie, J. et al., 1985. Insuline-like Growth Factor 1 (IGF-1) Antler-Stimulating Hormone? *Endocrinology*, 116, pp.846–849.
- Suttie, J., 1985. Social dominance in farmed red deer stags. *Applied Animal Behaviour Science*, 14, pp.191–199.
- Suttie, J., Lincoln, G. & Kay, R., 1984. Endocrine control of antler growth in red deer stags. *Journal of reproduction and ...*, 71, pp.7–15.
- Suttie, J.M. et al., 1995. Role of steroids in antler growth of red deer stags. *The Journal of experimental zoology*, 271(2), pp.120–30.

- Theraulaz, G. & Bonabeau, E., 2002. Spatial patterns in ant colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(15), pp.9645–9649.
- Turner, L.W. et al., 2000. Monitoring cattle behavior and pasture use with GPS and GIS. *Canadian Journal of Animal Science*, 80(3), pp.405–413.
- Ungar, E.D. et al., 2005. Inference of animal activity from GPS collar data on free-ranging cattle. *Rangeland Ecology &*, 58(3), pp.256–266.
- Virgin, C. & Sapolsky, R., 1997. Styles of male social behavior and their endocrine correlates among low-ranking baboons. *American Journal of Primatology*, 39(November 1996), pp.25–39.

#### Internetové zdroje

The IUCN Red List of Threatened Species.

Dostupné na: <http://www.iucnredlist.org/details/41785/0> Navštíveno v průběhu léta 2014 a 2015.